E 84

NEDERLANDSCHE PLANTENZIEKTENKUNDIGE
PHYTOPATHOLOGISCHE) VEREENIGING

TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

ONDER REDACTIE VAN
LIBRARY
19 DEC 1945
Eu. 86

Ir N. VAN POETEREN
Prof. Dr W. K. J. ROEPKE
Prof. Dr JOHA WESTERDIJK
Redactie-adres: Ir N. van Poeteren - Wageningen

VOL. 50 — 1944
4e AFLEVERING

INHOUD

Blz.

Dr A. J. P. Oort — Onderzoekingen over stuifbrand II 73

Dr Ir J. Doeksen — Een nieuwe beschadiging van maiskolven 107

Geheele of gedeeltelijke overname van artikelen uit dit Tijdschrift wordt gaarne toegestaan, mits onder vermelding der bron.

LIDMAATSCHAP NED. PL.ZIEKTENK. VER.
Nederland en Overz. Gewesten en België f 4.—
Buitenland (behalve België) . . . . . f 4.50
Leden ontvangen tijdschrift gratis
ABONNEMENT Tijdschrift . . . . . f 5.—
Penningm. Dr A. J. P. Oort, Ericalaan 5, Wageningen
Betalingen op Postrek. 346310, ten name van: Penningmeester der Nederlandsche Plantenziektenkundige Vereeniging, Wageningen.
Personen in België kunnen hun contributie (13,27 Belgas) of de abonnementsgelden (16,59 Belgas) voldoen door overschrijving op postrek. No. 115754 van den Heer G. Roland, Ingénieur agronome, Avenue de la Station 25 te Gembloux.

ADVERTENTIËN
Prijzen per plaatsing:
1/8 pag. . . f 2.25 1/2 pag. . . f 5.90
1/4 pag. . . f 3.65 1/1 pag. . . f 9.—
Bij 6 maal plaatsen van dezelfde advertentie 10 pct korting.
Voor plaatsing wende men zich tot
H. Veenman & Zonen, Wageningen, Tel. 2900

Printed in Holland

Overwonnen!
Dat wil heel wat zeggen! Ratten verdelgen is niet zoo gemakkelijk.
En toch .... ZELIO verdelgt het ongedierte volkomen in huis, stal en schuur! Probeert het eens!
ZELIO
PASTA
BAYER
Zelio

TERUGKOOP JAARGANGEN VAN HET TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

Vele nieuwe leden vragen ons om oude jaargangen van het Tijdschrift over Plantenziekten.
In verband daarmede worden oude jaargangen, in het bijzonder van de jaren

1940, 1941, 1942 en 1943

mits **compleet** met **inhoud** en **omslag**, gaarne voor f 2.— per jaargang terug gekocht.

Aanbiedingen aan den Penningmeester Dr A. J. P. OORT, Ericalaan 5, Wageningen

NEDERLANDSCHE PLANTENZIEKTENKUNDIGE (PHYTOPATHOLOGISCHE) VEREENIGING

TIJDSCHRIFT OVER PLANTENZIEKTEN

ONDER REDACTIE VAN

IR N. VAN POETEREN, PROF. DR W. K. J. ROEPKE

EN PROF. DR JOHA WESTERDIJK

50e Jaargang | 4e aflevering | Juli-Aug. 1944

ONDERZOEKINGEN OVER STUIFBRAND

II

OVERGEVOELIGHEID VAN TARWE VOOR STUIFBRAND (USTILAGO TRITICI)

With a summary: Hypersensitiviness of Wheat to Loose Smut

DOOR

DR A. J. P. OORT

Lab. voor Mycologie en Aardappelonderzoek van de Landbouwhoogeschool te Wageningen

I. INLEIDING

Bij de voortzetting van de reeds eerder (OORT, 6) gepubliceerde proeven over de vatbaarheid van tarwerassen voor stuifbrand (Ustilago tritici) trad een verschijnsel op, dat hier nader beschreven zal worden.

Door vele onderzoekers, in het bijzonder door THREN (10) is er op gewezen, dat bij inoculatieproeven met stuifbrand door een te sterke doseering van de sporen een overinfectie wordt verkregen, ten gevolge waarvan een groot deel van het geïnoculeerde zaad, zelfs tot 50 % niet opkomt of onmiddellijk na opkomst te gronde gaat. Dit uitvallen van planten kan een verschuiving van het percentage zieke planten te weeg brengen, omdat onder de overgebleven planten het aantal, aan de infectie ontsnapte, gezonde planten relatief te groot wordt. Zoodoende kan de vatbaarheid van een ras verkeerd beoordeeld worden, terwijl bovendien ten gevolge van het geringere aantal planten de betrouwbaarheid van de waarnemingen afneemt.

Om bij de door mij genomen proeven een indruk te krijgen over de verschuiving van het percentage zieke planten ten gevolge van dit uitvallen van planten op het veld, werd — te beginnen met het jaar 1940 — van elk tarweras een deel van het geïnfecteerde zaad onder gunstige omstandigheden in de kas uitgezaaid. Daarbij bleek de opkomst zeer goed en regelmatig te zijn (90–100 %), zoodat de invloed van het uitvallen van de planten op het veld zeer gemakkelijk was vast te stellen. Het bleek daarbij dat van een te sterke infectie zooals door THREN bij gerst werd waargenomen, met de door ons gebruikte inoculatiemethode bij tarwe geen sprake is. Want het stuifbrandpercentage, bepaald in de kas onder gunstige omstandigheden van opkomst en groei, was gemiddeld slechts weinige procenten hooger dan het percentage, dat uit de veldwaarnemingen werd verkregen. Het wegvallen op het veld treedt dus in ongeveer even sterke mate op bij gezonde als bij stuifbrandplanten en moet althans bij onze proeven aan ongunstige uitwendige omstandigheden worden toegeschreven (b.v. aan een te diep wegzakken van het zaad in kluitig land).

In enkele proefnummers echter trad in de kas een verschijnsel op, waarbij de groei van de jonge kiemplanten in sterke mate gestoord was. In vele gevallen brachten de planten het zelfs niet verder dan het derde blad, daarna stierven zij af.

Alvorens dit ziekteverschijnsel te beschrijven, volgt hier een uiteenzetting van de methode en het gebruikte materiaal.

II. METHODE EN MATERIAAL

a. Inoculatiemethode.

Voor de inoculatie werd de reeds jaren lang op ons laboratorium toegepaste methode gebruikt. Deze is reeds eerder uitvoerig beschreven (OORT, 5 en 6).

b. Opkweeken van het geïnoculeerde zaad.

Op het veld wordt het zaad op korrel gelegd op een afstand van 5 cm, afstand van de rijen 25 cm. Voor het onderzoek in de kas werd gebruik gemaakt van kistjes, binnenwerks metende 23 × 23 cm, bij een hoogte van 12 cm. Gezaaid werden steeds 40 korrels in 3 rijen, in goeden gestoomden tuingrond. De kistjes werden in een niet verwarmde, doch door zijn ligging warme en lichte kas geplaatst, zoodat bij een zaaitijd van omstreeks half Maart tot half April een snelle opkomst werd verkregen.

Na 3 à 4 weken werden de kistjes buiten geplaatst op wagens, die alleen bij zeer slecht weer onder een afdak werden gereden. Om vergelijkbare resultaten te verkrijgen werden de kistjes elke week omgezet.

c. Tarwerassen.

Bij het onderzoek werden 28 zomertarwerassen gebruikt:

1. De 4 het meest verbouwde rassen: Blanka, Van Hoek, Mansholts Witte en Carma.
2. 4 overgangstarwes: Bersée, Chanteclair, Picardie en Vilmorin 29.
3. 8 rassen, die voor eenige jaren in ons land in beproeving waren: Florence × × Aurore, Hijlkema's A × v.R.D., van Rümkers Dikkop, Atle, Sully, Garton 903 en Burgunder.
4. 9 rassen van het Canadeesche standaardsortiment, door HANNA (3) gebruikt bij de bepaling van de physiologische rassen: Renfrew, Preston, Ceres, Kota, Little Club, Marquis, Reward en de tot T. durum behoorende rassen Mindum en Pentad.
5. 2 rassen van het Duitsche standaardsortiment, Peragis sel. 368/20 en Heine's Kolben, welke laatste vroeger in plaats van 368/20 werd gebruikt. De 4 overige rassen van het Duitsche standaardsortiment, nl. Peragis zomertarwe, Grüne Dame, Hohenheimer 25F en Rimpau's roter Schlanstedter vertoonden onder de bij ons geldende klimaatsomstandigheden een zoo weinig uitgesproken zomertarwetype, dat proeven ermee bij voorjaarszaai door niet in aar komen, bij najaarszaai door uitwintering in de strenge winters van 1940 en 1941 tot nog toe niet zijn geslaagd. [1])
6. De Australische tarwe Thew, die bij eerste uitzaai in ons land stuifbrand vertoonde en daarom bij de onderzochte rassen werd opgenomen.

[1]) In het voorjaar van 1944 ontving ik van het Pflanzenzuchtstation te Halle opnieuw monsters van het standaardsortiment. Het is nu reeds gebleken, dat deze een uitgesproken zomertarwetype vertoonen, zoodat bij de tot nog toe gebruikte standaardsoorten blijkbaar een vergissing in het spel is geweest. Proeven met de „nieuwe" standaardrassen zijn in gang.

d. Het zuiver houden van de rassen.

De noodige voorzorgen werden genomen om de rassen zoo zuiver mogelijk te houden. Alle afwijkende planten werden steeds verwijderd. Toch zijn er een aantal afwijkingen waargenomen, die nader besproken moeten worden.

In 1942 werden in de witzadige Little Club geïnoculeerd met een bepaalde herkomst van stuifbrand een aantal roode korrels gevonden. Bij uitzaai bleken de planten in type van Little Club niet te onderscheiden, alleen waren de planten met roode korrel vatbaar voor bovengenoemde herkomst, terwijl Little Club zelf onvatbaar is.

In 1943 werden in Kota geïnoculeerd met dezelfde herkomst onder de ± 150 planten er 9 gevonden, die zeer laat in aar kwamen en die stuifbrand vertoonden, terwijl Kota zelf voor deze herkomst niet vatbaar is.

Hoewel vermenging van zaad althans bij Kota mogelijk moet worden geacht, is dit bij Little Club uitgesloten, omdat de planten hier volkomen op Little Club geleken en er niet met een ander ras werd gewerkt, dat maar eenigszins gelijkt op Little Club.

Zoo is bij Little Club inkruising waarschijnlijk, en wellicht zal de oorzaak hiervoor gezocht moeten worden bij de inoculatiemethode. Dezelfde sporensuspensie wordt immers gebruikt om verschillende rassen te inoculeeren en het is niet uitgesloten, dat op die manier stuifmeelkorrels van het eene ras in de bloem van een ander ras terecht komen.

Blijkbaar komt deze inkruising maar zelden voor, maar er zal zeker rekening mee gehouden moeten worden bij de interpretatie van de gegevens.

Ook de afwijkende aren in Kota en het optreden van stuifbrand bij Preston (zie blz. 92) kan aan inkruising worden toegeschreven, hoewel hier ook vermenging mogelijk is.

e. De herkomsten van de stuifbrand.

Gewerkt werd met 10 stuifbrandherkomsten, die met hoofdletters worden aangeduid. De herkomsten werden van jaar op jaar in stand gehouden door voor inoculatie zooveel mogelijk hetzelfde ras te gebruikèn, waarop de herkomst het eerst werd aangetroffen.

Een uitvoerige afstammingstabel vindt men hieronder (tabel 1). De kolommen 1 tot en met 5 behoeven geen nadere toelichting. Als voorbeeld voor de verklaring van de verdere kolommen wordt gekozen de tarwe Thew in de kolom van 1939. Deze tarwe werd in 1939 uit Australië ontvangen en vertoonde bij uitzaai in datzelfde jaar stuifbrand. Met deze stuifbrand — aangeduid met E_1, d.i. eerste generatie van Thew stuifbrand — werden inoculaties verricht op een aantal rassen. Onder de geïnoculeerde rassen bevonden zich ook de in kolom 1940 genoemde Thew en Little Club (Florence × Aurore laten wij voorloopig buiten beschouwing), waarvan in 1940 sporenmateriaal voor inoculatie werd gebruikt.

Deze stuifbrand wordt aangeduid met E_2. E_1 en E_2 zijn met een getrokken lijn verbonden om aan te geven dat E_2 uit E_1 is ontstaan door inoculatie.

In 1940 werden o.a. de rassen Thew, Reward en Côte d'Or geïnoculeerd en wel uitsluitend met de stuifbrand van Thew. De op deze 3 rassen in 1941 optredende stuifbrand (E_3) werd in dat jaar voor inoculatie gebruikt.

De in 1940 met stuifbrand afkomstig van Little Club geïnoculeerde rassen vertoonden in 1941 al of geen stuifbrand, maar deze stuifbrand werd voor de verdere instandhouding van de herkomst E niet meer gebruikt, wat in de tabel met een stip is aangegeven.

TABEL I

Herkomsten Stuifbrand

Aanduiding herkomst	Vroegere aanduiding	Stuifbrand gevonden op wt. = wintertarwe zt. = zomertarwe	Land van herkomst	Physiologisch ras	Inoculaties met stuifbrandsporen afkomstig van					
					1937	1938	1939	1940	1941	1942
B	Ut. 2	Juliana . . . . . wt	Nederland	1	Juliana 2	Juliana 3	Juliana 4	Jul.×Vilm.23 5	Holzapf. Fr. / Brooym. geb. / Côte d'Or 5	Reward / Thew 6
C	Ut. 3	Van Hoek . . . . zt	Nederland	1		Van Hoek 1	Lichti's 2	Burgundere / Thew 3	Thew / Reward / Côte d'Or 4	Thew / Reward 5
D		Kota . . . . . zt	Canada	4		Kota 1	Kota 2	Thew / L. Clubo 3	Thew / Reward / Côte d'Or 4	Reward 5
E		Thew . . . . . zt	Australië	4			Thew 1	Thew / L. Clubo 2	Thew / Reward / Côte d'Or 3	Reward / Thew 4
E_1-a				5				Flor. × Aur. 1	Flor. × Aur. 2	Flor. × Aur. 3
F		Peragis 8057 . . . wt	Duitschland [1])	3				Per. 8057 1	Per. 8057 / Per. 8057 2	Per. 8057 / Reward 3
G		Pévèle . . . . . wt	Frankrijk [1])	2				Pévèle 1	Pévèle 2	Pévèle / Reward 3
H		v. Rümkers Dikkop zt	Duitschland [1])	2			Rümk. D. 1	Rümk. D. 2	Rümk. D. 3	Rümk. D. 4
I		Picardie, . . overg.t.	Frankrijk [1])	2			Picardie 1	Picardie 2	Picardie 3	Thew / Reward 4
K		Peragis sel. 368/20 zt	Duitschland	6				Per. 368/20 1	Per. 368/20 2	Per. 368/20 3

[1]) Zaad ontvangen van het Instituut voor Plantenveredeling, mogelijk reeds eenige jaren in ons land verbouwd.

Het was niet in alle gevallen mogelijk, geïnoculeerd zaad te gebruiken, in enkele gevallen moest daarom gebruik worden gemaakt van stuifbrand, die door natuurlijke infectie was verkregen. Hierbij werd zorg gedragen, dat geen andere stuifbrandherkomsten in de onmiddellijke omgeving voorkwamen. Dit is aangegeven met een gebroken lijn (zie b.v. herkomst D 1938 op 1939).

Onder de in 1939 met E_1 geïnoculeerde rassen bevindt zich ook Florence × × Aurore, een ras, dat bij observatie op de proefvelden en ook bij inoculatie resistent was gebleken. In 1940 vertoonde het bij inoculatie met E_1 eenige stuifbrandaren en aangezien vermoed werd, dat hier een mutatie of een afsplitsing door uitmendeling in het spel was, werd deze Florence × Aurore-stuifbrand afzonderlijk gehouden en aangeduid met E_1–a_1, E_1–a_2 enz. De afstamming van E_1–a_1 van E_1 wordt met een ıılıılıılıı lijn aangegeven.

Het was niet altijd mogelijk, de herkomst op haar eigen ras te vermeerderen, omdat dit niet altijd vroeg genoeg in aar kwam. In dat geval werden als inoculum andere voor de herkomst zeer vatbare rassen genomen, in de verwachting, dat deze de stuifbrandpopulatie niet al te zeer zouden veranderen. De proeven hebben aangetoond, dat dit zonder bezwaar een enkele maal kan geschieden.

f. Het zuiver houden van de herkomsten.

Wanneer men met vele stuifbrandherkomsten werkt, is het gevaar voor vermenging buitengewoon groot, zoodat zeer vele voorzorgen moeten worden genomen.

Het zaad, dat de stuifbrand moet leveren voor inoculatie en voor de instandhouding van de herkomst, kortweg de herkomst genoemd, wordt op het veld uitgezaaid (veldjes van $\pm$ 3 × 3 m) tusschen winterrogge, waarbij de veldjes onderling minstens door 3 m rogge van elkaar gescheiden zijn. Door nog breedere strooken rogge wordt voor een goede afscheiding met de nateelt-veldjes gezorgd. Winterrogge is voor afscheiding zeer aan te bevelen, omdat de lengte een goede beschutting voor verontreiniging met vreemde sporen waarborgt. Het laatste jaar werd bovendien nog een andere methode toegepast. Van elke herkomst werden 80 korrels in potten uitgezaaid en in een koele kas opgekweekt. Bij het in aar komen werd elke herkomst in een afzonderlijke kas-afdeeling geplaatst, zoodat vermenging volkomen uitgesloten was. Deze methode heeft nog de volgende voordeelen: 1. dat bij wintergranen (herkomsten B, F en G) niet voor uitwintering behoeft te worden gevreesd; 2. dat men de gewassen kan vervroegen, zoodat men ook van zomertarwes zóó tijdig over sporen beschikt, dat men zelfs de vroegste wintertarwerassen ermee kan infecteeren, en 3. dat men de sporen steeds droog kan verzamelen, wat van belang is voor de te maken suspensies (geen samenklontering van sporen).

De verzamelde stuifbrandaren worden uitgewreven over een fijn draadzeefje en de sporen worden in petrischalen op een koele plaats bewaard. Van deze voorraad worden hoeveelheden van 500 mg in poederpapiertjes verpakt, te gebruiken voor een suspensie van $\frac{1}{2}$ liter.

Om met meer herkomsten tegelijk op het veld te kunnen werken, werd een draagrek vervaardigd, waarin 5 stellen, elk stel bestaande uit voorraadkolf, inoculatiekamer, spathelm en verbindingsslangen, kunnen worden meegedragen. Aangezien de pomp met de vacuumslang niet in aanraking komt met de sporensuspensie, behoeft deze na het werken met een herkomst niet vervangen te worden. De stellen worden — evenals alle andere instrumenten en voorwerpen — na gebruik in formaline ontsmet. Bij de verwisseling van twee stellen worden bovendien de handen met water grondig afgespoeld.

Dank zij deze voorzorgsmaatregelen komen onregelmatigheden, d.w.z. verontreinigingen met stuifbrand slechts sporadisch voor. En deze moeten zeker voor een deel toegeschreven worden aan de stuifbrandaren, die soms gevonden werden in de rassen, die ten behoeve van de inoculatie uitgezaaid zijn.

Hoewel deze stuifbrandaren zoo spoedig mogelijk verwijderd werden, kan hiervan toch besmetting zijn uitgegaan.

III. DE SYMPTOMEN

Het in de inleiding gesignaleerde ziekteverschijnsel, dat soms na inoculatie van tarwe met stuifbrand wordt waargenomen en dat aan den dag treedt, wanneer het geïnoculeerde zaad onder gunstige omstandigheden in de kas wordt uitgezaaid, wordt hier nader besproken aan de hand van het tarweras Ceres, geïnoculeerd met herkomst C. Kortheidshalve zal in het vervolg gesproken worden van Ceres C. Ceres geïnoculeerd met D (Ceres D), vertoont het verschijnsel niet en kan dus als contrôle („gezond") beschouwd worden.

Na een normale of slechts weinig vertraagde opkomst, waarbij het eerste blad meestal een nog bijna normale lengte heeft, ziet men bij Ceres C, dat het tweede en derde blad sterk in groei achterblijven (fig. 6, 8 en 9). De bladscheede, ook van het eerste blad, blijft veelal in de grond of vlak boven de grond steken en de bladschijf is sterk verkort, soms ook versmald en misvormd, tengevolge waarvan de bladrand gegolfd is of de bladspits gekruld. Dit klein blijven gaat tevens gepaard met chlorotische strepen, die hetzij langs de bladrand, hetzij langs de middennerf verloopen. Ook treden vaak chlorotische vlekjes op, die later in necrosen overgaan. Het verschil met de normale planten is zeer opvallend.

Een meting van de planten in dit stadium, ongeveer 2½ week oud, geeft het volgende beeld te zien (fig. 1 links). Op de abscis zijn de planten afzonderlijk uitgezet, op de ordinaat de lengte van de bladeren, gemeten vanaf het oppervlak van de grond. De planten zijn gerangschikt naar de lengte van het tweede blad (getrokken lijn). Het eerste blad is aangegeven door stippen, het derde door een

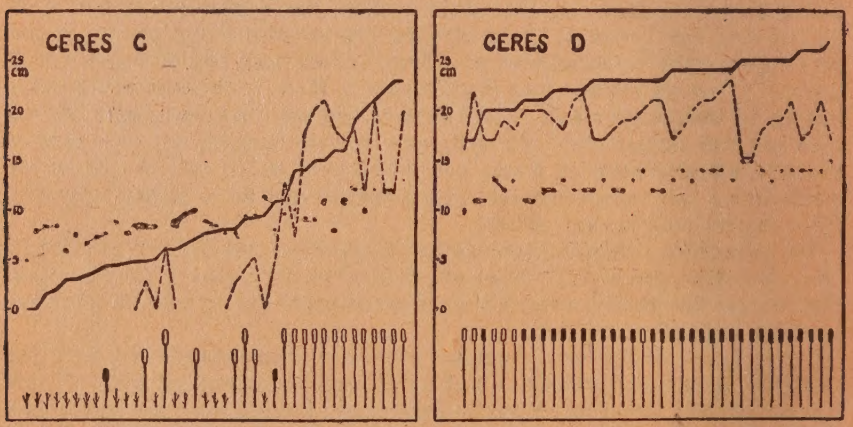


Fig. 1. Graphische voorstelling van de lengte der eerste drie bladeren en van de volwassen plant. Links Ceres C („ziek"), rechts Ceres D („gezond"). Gezaaid 19 April 1942, gemeten 4 Mei. Abscis: afzonderlijke planten. Ordinaat: ..... lengte eerste, ——— tweede en - - - - - - derde blad. ↓ plant sterft in jeugdstadium. ♀, ♀, ♀ dwerg-, kleine resp. normale gezonde plant. ♀ stuifbrandplant.

gebroken lijn. In het benedengedeelte van de figuur is aangegeven, wat er uit de „zieke" planten groeit. Wij komen hierop later terug. In het „zieke" kistje komen ook normale planten voor; deze zijn vermoedelijk aan de infectie ontsnapt.

Ook het wortelstelsel is bij de „zieke" planten minder krachtig ontwikkeld en de korrels zijn in dit stadium slechts voor een deel leeggezogen, terwijl de inhoud bij normale planten reeds geheel verbruikt is.

Vóór de kieming is van symptomen niets waar te nemen. Ook het gewicht van de „zieke" korrels (Ceres C) is geheel gelijk aan dat van de „gezonde" (Ceres D), terwijl in het kiempercentage — op een enkele uitzondering na — geen verschil is op te merken.

Vervolgen wij de ontwikkeling van de zieke planten verder, dan blijken vele de groei in het twee- of driebladstadium te staken. Na verloop van eenige tijd sterven zij af en rotten weg, zoodat zij later niet weer zijn terug te vinden. Bij enkele planten treedt evenwel een langzaam herstel in, er worden nieuwe bladeren gevormd, die er normaal uitzien en tenslotte komen de planten in aar. Het blijkt dan, dat de herstelde planten gezond zijn, d.w.z. *geen typische stuifbrandsymptomen vertoonen*, maar de lengte van de halm en de grootte van de aar is meestal aanzienlijk kleiner dan normaal. De herstelde planten worden als volgt in twee groepen verdeeld:

	Lengte halm in % van normaal	Dikte halm	Aar
Dwergplanten	25– 75	zeer dun	zeer klein en spichtig, geen korrelzetting.
Kleine planten	75–100	dun	klein, geringe korrelzetting.

De kleine planten gaan geleidelijk in de normale over, zoodat de grens dikwijls moeilijk te trekken is. Onder de in hun jeugd „zieke" planten zijn er dan ook steeds een aantal, die tot normale althans van normale niet te onderscheiden planten uitgroeien. Dit hangt ook af van de ruimte, die de plant tot zijn beschikking heeft. In de kistjes, waarin veel planten in jeugdstadium te gronde gaan, is meer ruimte voor de overblijvende planten, zoodat de herstellende plant meer kans heeft tot een normale plant uit te groeien.

In de kistjes waarin het ziekteverschijnsel in het jeugdstadium niet optreedt, schieten de planten normaal in aar. Is het geïnfecteerde ras vatbaar, dan vertoonen vele planten stuifbrand (fig. 1 rechts).

We hebben dus het merkwaardige verschijnsel, dat uit „gezonde" kiemplanten zieke, d.w.z. stuifbrandaren, kunnen groeien, terwijl „zieke" kiemplanten gezonde aren geven, dus geen stuifbrand vertoonen. Men vergelijke fig. 8 en 9 met de beide afbeeldingen van fig. 1.

In fig. 10 zijn dwergplanten afgebeeld van Fylgia, Little Club en Ceres, alle geïnoculeerd met C. Ter vergelijking zijn tevens afgebeeld normale gezonde planten en stuifbrandplanten van Little Club en Ceres (E). De dwergplanten van Ceres vertoonen als groote bijzonderheid stuifbrand. Hierover zal in hoofdstuk VII nader gesproken worden.

In fig. 7 is links afgebeeld Florence × Aurore met K, rechts met E–a_3. Florence × Aurore reageert zeer hevig op K. Fig. 11 toont twee kistjes met Ceres C en E. Men lette op de holle stand van Ceres C (links) en op de dwergplanten, die vaak stuifbrand vertoonen. De meest linksche aar op halve hoogte is geen dwergplant, maar een normale plant, die in zijn groei is blijven steken. Ceres E (rechts)

geeft talrijke normale stuifbrandaren te zien. De planten zijn niet dezelfde als die van fig. 6, maar daarmee wel vergelijkbaar.

De planten kunnen zich op twee manieren herstellen, hetzij doordat de hoofdhalm doorgroeit, hetzij doordat deze doodgaat, maar een of meer zijhalmen tot ontwikkeling komen.

Dit werd o.a. waargenomen bij planten van Atle C. Het ras Atle reageert op herkomst C op dezelfde wijze, maar niet zoo hevig als Ceres. Het aantal planten, dat zich herstelt is grooter, zoodat dit ras zich beter voor een onderzoek leent. De planten werden 5 weken na het zaaien voorzichtig uit de grond gehaald en

Fig. 2. Verschillende stadia van herstel bij Atle C. Gezaaid 27 April 1943. Geteekend 2 Juni (36 dagen na zaaien). De herstelde planten gaven gezonde aren. De twee rechtsche planten hebben zich niet hersteld. 1, 2, enz: eerste, tweede enz. blad van de hoofdhalm. 1–1, 1–2, resp. 2–1, 2–2: eerste, tweede blad van de zijhalm in de oksel van blad 1 resp. 2. $^1/_4$ nat. gr.

na onderzoek weer geplant om te controleeren of de zich herstellende halmen al of niet gezonde aren opleverden.

In fig. 12 is links een aanvankelijk zieke plant afgebeeld, waarvan de hoofdspruit zeer zwak ontwikkeld is en het derde blad aan de top duidelijk gekruld is. De zijspruiten uit het eerste en tweede blad zijn normaal en krachtig ontwikkeld. Rechts is dezelfde plant te zien in volwassen toestand met twee gezonde aren. Van de hoofdspruit was niets meer terug te vinden. De spruitjes, die in de figuur te zien zijn, zijn zijspruiten van de tweede orde. Tengevolge van de aanvankelijke groeiremming en het overplanten is de plant slecht uitgegroeid.

Fig. 2 geeft een aantal planten van hetzelfde ras in verschillende stadia van herstel, waarbij ook eenige planten, waarvan de hoofdhalm uitgroeit, benevens eenige planten, die er niet meer boven op komen. Deze planten werden 5 weken na het zaaien geteekend.

Op het veld valt het ziekteverschijnsel niet waar te nemen. De sterk aangetaste

planten komen onder de zooveel ongunstiger omstandigheden vermoedelijk niet of nauwelijks boven de grond, terwijl de zich herstellende en de niet aangetaste planten door sterke uitstoeling een te dunne stand compenseeren. In het jaar 1943[1]) echter was bij vele inoculatienummers, die het verschijnsel in kistjes vertoonden, op het veld duidelijk een holle stand waar te nemen (fig. 14). Evenmin als in de kistjes wordt op het veld in proefnummers, die het verschijnsel vertoonen, ooit stuifbrand gevonden. Ook Ceres C, die in kistjes dwergplanten met stuifbrand geeft, vertoont op het veld nooit stuifbrand.

IV. DE OORZAAK VAN HET ZIEKTEVERSCHIJNSEL

Wat is de oorzaak van het ziekteverschijnsel?

Hoewel er geen enkel direct bewijs is, dat het ziekteverschijnsel een gevolg is van infectie met stuifbrand, kan hier m.i. niet aan getwijfeld worden.

De argumenten die hiervoor spreken zijn de volgende:

1. Het ziekteverschijnsel is in hooge mate specifiek, d.w.z., dat slechts een aantal rassen en alleen, wanneer zij geïnfecteerd zijn met bepaalde herkomsten, het vertoonen. Bij 15 van de 28 onderzochte rassen komt het met zekerheid voor, bij 6 is het twijfelachtig, terwijl van de stuifbrandherkomsten slechts 4 van de 10, behoorende tot 3 van de 6 physiologische rassen het teweeg brengen (tabel 2). Voor nadere bijzonderheden zie men hoofdstuk v.
2. Eenige rassen, die kiemplantdefecten vertoonen, geven in het bijzonder na inoculatie met herkomst C dwergplanten, die niet gezond zijn, maar een stuifbrandaartje vormen, soms evenwel alleen slechts symptomen, die er op wijzen, dat stuifbrandinfectie plaats heeft gehad. Deze „overgangs"-verschijnselen zullen in hoofdstuk VII nader besproken worden.

Eenmaal aangenomen, dat het beschreven verschijnsel een gevolg is van stuifbrandinfectie, rijst de vraag, hoe het wordt veroorzaakt.

Het evenwicht tusschen plant en parasiet is klaarblijkelijk zoodanig verstoord, dat de parasiet zich niet volledig kan ontwikkelen, en niet tot sporenvorming komt, terwijl aan de andere kant de plant in hevige mate lijdt en vaak te gronde gaat. Dergelijke verschijnselen worden onder de overgevoeligheidsverschijnselen gerangschikt. In de meeste gevallen treden bij de overgevoeligheid slechts afstervingsverschijnselen op in gedeelten van weefsels. De parasiet wordt dan in zijn verdere groei geremd of gaat te gronde, terwijl de plant slechts geringe en plaatselijke schade ondervindt (Bladnecrosen bij voor roest overgevoelige granen, necrosen in de aardappel bij voor Synchytrium overgevoelige aardappelrassen, enz.).

Het te gronde gaan van de geheele plant tengevolge van overgevoeligheid is voorzoover mij bekend tot nog toe niet waargenomen. Alleen THREN (11) beschrijft bij met stuifbrand geïnfecteerde gerst een verschijnsel, dat wellicht hiermee te vergelijken is, maar dat door hem niet nader is onderzocht. Een vergelijking van de door ons gevonden overgevoeligheid met die door THREN bij gerst en door vele andere onderzoekers bij diverse planten waargenomen, kan eerst plaats vinden, nadat de overgevoeligheid nader is geanalyseerd. Hierover meer in de volgende hoofdstukken.

---

[1]) Eveneens in 1944.

V. DE SPECIFICITEIT VAN DE OVERGEVOELIGHEIDSREACTIE

Zooals reeds in het voorafgaande is medegedeeld, is de overgevoeligheidsreactie in hooge mate specifiek. In onderstaande tabel 2 zijn de gegevens, die berusten op waarnemingen van 1, 2 of 3 jaar samengevat. Hierin is overgevoeligheid en vermoedelijke overgevoeligheid aangegeven met † resp. ×, resistentie met 0 en gevoeligheid met een +. Het begrip gevoeligheid wordt hier ingevoerd ter vervanging van het vroeger gebruikte vatbaarheid. Het staat tegenover overgevoeligheid en geeft aan, dat het ras stuifbrand vertoont. Vatbaarheid alleen kan in deze zin niet meer gebruikt worden omdat ook de voor een bepaald physiologisch ras overgevoelige rassen vatbaar genoemd moeten worden. Dit is een vat-

TABEL 2

Resultaat van de inoculaties van 28 zomertarwerassen met 10 stuifbrandherkomsten

Groep en ras	Physiologisch ras en herkomst									
	1		3	4		2			5	6
	B	C	F	D	E	G	I	H	E_1–a	K
I Mindum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
II Renfrew	0	0	0	0	0	0	0	0	0	†
III Pentad	0	0	0	0	0	0	0	0	+	×
Preston	0	0	0	0	0	0	0	0	+	†,(+)?
Heine's Kolben	0	0	*	0	0	*	*	*	+	×
Florence × Aurore	0	0	0	*	*	0	0	*	+	†
IV Chanteclair	0	0	*	0	*	*	*		+	+
Peragis 368/20	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+
V Blanka	×	×	×	+	+	+	+	+	+	+
Hijlk. A × v.R.D.	×	0	×	+	+	+	+	+	+	+
v. Rümkers Dikkop	†	†	*	+	+	+	+	+	+	+
Picardie	†	†	†	+	+	+	+	+	+	0
Atle	†	†	†	+	+	+	+	+	+	+
Kota	†	†	†	+	+	+	+	+	+	+
Sully	*	*	†	+	+	+	+	+	0	+
Fylgia	†	†	†	+	+	+	+	+	+	+
Ceres	†	†	†	+	+	+	+	+	+	+
VI Little Club	†	†	†	+	+	+	+	+	+	†
VII Marquis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×
Burgunder	+	+	+	+	+	+	+	+	+	×
Van Hoek	+	+	+	+	+	+	+	+	+	†
Mansholt's Witte	+	+		+	+					
Thew	+	+	+	+	+	+	+	+	+	†
Reward	+	+	+	+	+	+	+	+	+	†
VIII Carma	0	0	+	+	+	0	0	0	0	0
Garton 903	*	*	+	+	+	*	*	*	*	*
Bersée	0	0	+	+	+	*	0		0	0
IX Vilmorin 29	0	0?	†	+	+	*	*		0	0

0 Resistent. † Overgevoelig. × Vermoedelijk overgevoelig. * Resistent of overgevoelig (niet onderzocht). + Gevoelig (vatbaar s.l.).

baarheid in beperkte zin (sensu stricto, afgekort s. str.) en men zou dus moeten spreken van vatbaar s. str.-en-gevoelig voor rassen, die stuifbrand vertoonen, tegenover vatbaar s. str.-en-overgevoelig bij rassen, die de overgevoeligheidsreactie te zien geven. In dit artikel zal het woord vatbaar weggelaten worden en dus — voor zoover dat zonder kans op misverstand kan gebeuren — alleen gesproken worden van gevoelig tegenover overgevoelig. Voor de practijk is het evenwel noodig het begrip vatbaarheid, zijnde de som van alle factoren, die het optreden van de ziekte op het veld bepalen, te handhaven; en deze vatbaarheid komt niet overeen met de vatbaarheid s. str., want alleen de gevoelige rassen zijn voor de practijk vatbaar. Overgevoeligheid geeft daarentegen resistentie op het veld, en ter onderscheiding van de echte resistentie wordt deze in het vervolg aangeduid met veldresistentie.

De practijk-vatbaarheid, kortweg „de" vatbaarheid, zal zoo noodig aangegeven worden met vatbaarheid s.l. (sensu lato, d.i. in uitgebreide zin).

Men krijgt dan de volgende samenhang tusschen de wetenschappelijke begrippen en de practijkterminologie:

Begrip	Gebruikte afkorting	Practijkterm
Onvatbaar of resistent	Onvatbaar of resistent	Onvatbaar of resistent
Vatbaar s. str.-en-gevoelig	Gevoelig	Vatbaar (s.l.)
Vatbaar s. str.-en-overgevoelig . . .	Overgevoelig	Veldresistent

In de tabel is de mate van gevoeligheid, die in dit verband van geen belang is, niet nader gepreciseerd.

Aangezien het niet mogelijk was alle inoculatienummers in kistjes uit te zaaien, is niet van alle bekend of overgevoeligheid optreedt. Deze nummers vertoonen op het veld geen stuifbrand en zijn aangegeven met *. Burgunder K is ook niet in de kas beproefd, maar hierbij was op het veld een zoo opvallend holle stand waar te nemen, dat overgevoeligheid zeer waarschijnlijk is. Burgunder K is dan ook als zoodanig in de tabel aangegeven.

Omdat het gebruik van het woord physiologisch ras omslachtig is, heb ik het in het vervolg afgekort tot physio (meervoud physios). De meer voor de hand liggende afkorting ras is niet bruikbaar, omdat dit verwarring sticht met de rassen van de cultuurplanten. Ik heb aan een afkorting de voorkeur gegeven boven een nieuwe term, omdat de term physiologisch ras internationaal vastgesteld en algemeen ingeburgerd is.

In de tabel zijn de rassen gerangschikt in groepen, naar gelang van hun reageeren op de verschillende herkomsten, terwijl ook de herkomsten, die dezelfde werking hebben, en die dus tot dezelfde physio moeten worden gerekend, bij elkaar zijn geplaatst. Bij deze rangschikking is uitsluitend gelet op de gevoeligheid en resistentie van de rassen. Het blijkt nu dat de overgevoeligheid niet onregelmatig over de tabel is verdeeld, maar dat deze alleen optreedt wanneer bepaalde groepen van rassen geïnoculeerd zijn met bepaalde physios. Het meest opvallend treedt dit aan het licht, bij de rassen van groep V en VI met physio 1 en 3. In 21 gevallen treedt overgevoeligheid duidelijk op, in 5 gevallen vermoedelijk. Physio 3 onderscheidt zich van 1, doordat voor 3 groep VIII gevoelig, groep IX overgevoelig is, terwijl deze beide groepen voor physio 1 resistent zijn. Voor de physios 2, 4 en 5 is geen enkel ras overgevoelig. Voor physio 6 evenwel treedt in groep II, III, VI en VII overgevoeligheid op. Dat de specificiteit voor bepaalde groepen

geldt, blijkt vooral duidelijk bij de groepen III en VII. Van de 9 onderzochte rassen zijn er 5 zeker, 4 vermoedelijk overgevoelig. Little Club (groep VI) is het eenige ras dat overgevoelig is zoowel voor de physios 1 en 3 als voor 6 en neemt als zoodanig een afzonderlijke plaats in.

Het is opvallend, dat er geen ras is, dat overgevoelig is voor alle herkomsten, terwijl er evenmin een stuifbrandherkomst is, die bij alle rassen de overgevoeligheidsreactie teweeg brengt. Men kan dus niet spreken van een overgevoelig ras, slechts van een ras, dat overgevoelig is voor een bepaalde herkomst. Evenmin van een herkomst, die de overgevoeligheidsreactie teweeg brengt, maar alleen van een herkomst, die dit bij een bepaald ras doet.

VI. DE GRAAD VAN OVERGEVOELIGHEID

De vraag kan nu gesteld worden of de overgevoeligheid een op zichzelf staand verschijnsel is of dat zij door overgangen verbonden is met de gevoeligheid, hetzij met de resistentie verbonden is. Alvorens deze vraag te kunnen beantwoorden moeten wij eerst nagaan, of alle rassen even overgevoelig zijn en hoe wij de mate van overgevoeligheid kunnen vaststellen.

Uit de figuren 1 links en 3 blijkt, dat er inderdaad groote verschillen bestaan tusschen de rassen Ceres, Little Club en Picardie, na inoculatie met herkomst C of K.

Little Club reageert op K zeer hevig. Het tweede blad van de planten is op het tijdstip van meting in de meeste gevallen nog niet aanwezig, het eerste blad is in lengte sterk gereduceerd. Bijna alle planten gaan in jeugdstadium te gronde, slechts 2 planten, groeien normaal uit en zijn kennelijk aan de infectie ontsnapt.

Dit voorbeeld is een van de zeer weinige, waarbij ook het aantal opgekomen planten geringer is, aangezien 12 van de 40 korrels niet zijn gekiemd of althans de oppervlakte van de grond niet hebben bereikt.

Picardie reageert daarentegen weinig hevig; in tegenstelling met Little Club K heeft zich zelfs het derde blad ontwikkeld, al blijft het duidelijk korter dan bij de normale planten. Bijna alle planten herstellen zich en groeien uit tot dwerg-, kleine of normale planten. Stuifbrand treedt ook bij deze lichte graad van overgevoeligheid niet op. Ceres staat in zijn reactie tusschen beide in.

Het is van belang de graad van overgevoeligheid in getallen uit te drukken.

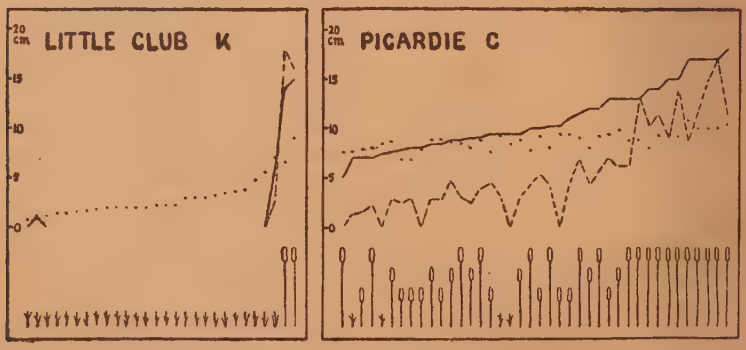


Fig. 3. Links Little Club K (zeer overgevoelig), rechts Picardie C (weinig overgevoelig). Verklaring zie bij fig. 1.

De beschikbare gegevens loopen over drie jaar. Over het jaar 1941, waarin de overgevoeligheid het eerst werd waargenomen, beschikken wij slechts over gegevens betreffende het aantal planten, dat in jeugdstadium te gronde gaat. Het herstel van de planten en het uitgroeien tot dwerg- of kleine planten is toen aan de aandacht ontsnapt. Voor berekeningen zijn deze waarnemingen daarom ongeschikt.

In 1942 werden van alle proefnummers, die overgevoeligheid vertoonden, ongeveer 2½ week na het zaaien de bladeren gemeten, terwijl tevens werd aangeteekend welke afwijkingen deze bladeren vertoonden. De resultaten van een aantal van deze metingen zijn in de reeds besproken figuren 1 en 3 neergelegd. Tegelijkertijd werden de bladeren van een aantal nummers, die geen overgevoeligheid vertoonden, gemeten, om als contrôle te kunnen dienen. De planten, die hevige verschijnselen vertoonden en dus weinig ontwikkeld waren, werden met kleine steeketiketjes gemerkt, om bij het eventueele wegvallen de latere telling te vergemakkelijken. Bij deze telling, die omstreeks de rijpheid plaats had, werd bepaald resp. het aantal van de:

a. als kiemplant wegvallende planten,
b. dwergplanten,
c. kleine planten,
d. normale planten,

terwijl bij de kieming het aantal niet opgekomen korrels was vastgesteld.

In 1943 was er geen gelegenheid, metingen aan de kiemplanten uit te voeren, maar werden uitsluitend gegevens verzameld aan planten in afgerijpte toestand. De meeste gegevens hebben betrekking op tellingen in volwassen toestand en wij zullen deze eerst nader bekijken.

Tellen wij de „zieke" planten bij elkaar op en deelen dit aantal door het totaal aantal planten met verwaarloozing van de niet opgekomen planten, dan geeft het quotiënt vermenigvuldigd met 100, het percentage „zieke" planten. Wij noemen dit de aantasting van het gewas.

$$\text{Graad van aantasting gewas in } \% = 100 \times \frac{a+b+c}{a+b+c+d}.$$

Wij willen ook de verdeeling van de „zieke "planten over de groepen *a*, *b* en *c*, dus de hevigheid van de overgevoeligheid in een getal uitdrukken en noemen dit de aantasting van de plant.

Voor de berekening maken we gebruik van de volgende formule:

$$\text{Graad van aantasting plant in } \% = 100 \times \frac{a+\frac{1}{2}b}{a+b+c}.$$

d.w.z. dat, indien alle „aangetaste" planten in haar jeugd wegvallen, de graad van aantasting 100 is, terwijl wanneer alle „zieke" planten tot kleine planten uitgroeien deze 0 is.

Als contrôle worden ook de nummers, die resistent of gevoelig zijn, aan deze berekening onderworpen. Bij deze „contrôles" komen, zij het in gering aantal, planten voor, die hetzij in jeugdstadium te gronde gaan, hetzij tot een abnormale plant (dwerg- of kleine plant) uitgroeien. Kiemschimmels, schot of andere aantastingen zullen in de meeste gevallen debet zijn aan deze afwijkende planten, zij moeten dus als een normale begeleiding van de contrôles opgevat worden. Het percentage van deze abnormale planten is meestal gering, zoodat de aantasting van het gewas lage cijfers geeft; de graad van aantasting van de plant kan soms gering, soms hevig zijn, zoodat de cijfers hiervoor van 0 tot 100 kunnen varieeren (schijnbare overgevoeligheid).

Het is niet mogelijk, hier alle gegevens te reproduceeren. Als voorbeeld worden

TABEL 3

De gegevens, waaruit de overgevoeligheid wordt berekend voor Little Club, Ceres en Picardie (1942) onder: de contrôles

Ras	Geïnoculeerd met herkomst	Aantal planten					Aantasting in %	
		Niet opgekomen –	Weggevallen *a*	Dwerg *b*	Kleiu *c*	Normaal *d*	Gewas	Plant
Little Club . .	K	12	26	0	0	2	93	100
Ceres	C	1	18	2	4	15	62	79
Picardie . . .	C	0	4	10	7	19	52	43
Little Club . .	E1–a2	6	0	0	1	33	3	0
Ceres	D	2	0	0	0	38	0	–
Picardie . . .	I	0	1	0	0	39	2	100

alleen gegeven de gevallen, die in de figuren 1 en 3 zijn afgebeeld met 3 contrôles (tabel 3).

In tabel 4 zijn de aantastingen van gewas en plant, berekend uit de gegevens over 1942 en 1943, samengevat. Aan de hand van deze tezamen met de waarnemingen van 1941 is tabel 2 samengesteld.

TABEL 4

De overgevoeligheid, bepaald aan de volwassen plant, naar de gegevens van de jaren 1942 en 1943

Geïnoculeerd met herkomst		B		C		F		Geïnoculeerd met herkomst		K	
Ras	Jaar	Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %		Ras	Jaar	Aantasting in %	
		Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant			Gewas	Plant
Blanka	'42	5	50	8	50			Renfrew	'42	55	52
	'43	15	30			16	33	Pentad	'42	6	50
Hijlk. A×v.R.D.	'42	5	50	3	0			Preston	'42	49	69
	'43	12	12			16	17		'43	41[1])	60[1])
v. Rümk. Dikkop	'42	26	35	30	33			Heine's Kolben	'43	16	17
	'43	33	41					Florence×Aurore	'43	83	55
Picardie	'42	45	92	52	43			Little Club	'42	94[1])	100[1])
	'43					46	53		'43	74	88
Atle	'42	36	64	20	81			Marquis	'42	6	40
	'43	10	50	32	69	15	42		'43	8	83
Kota	'42					65	80	Van Hoek	'43	55	83
	'43	61	80					Thew	'43	61	61
Sully	'43					49	47	Reward	'43	68	74
Fylgia	'42	18	100	62	87						
	'43	69	86	62	62	61	59				
Ceres	'42	49	87	62	79	66	85				
	'43	55	81	52	95	55	91				
Little Club	'42	74[1])	76[1])	65	62	67[1])	90[1])				
	'43	81	60	41	57	88	62				
Vilmorin 29	'42	5[2])	0[2])	40[3])	50[3])						
	'43					38	73				

[1]) Bepaling uit 2 × 40 planten.
[2]) Niet overgevoelig.
[3]) Vermoedelijk niet overgevoelig; veel schot en opkomst slechts 62 %.

Uit tabel 4 blijkt:

1. bij een onderlinge vergelijking van de rassen, dat de graad van aantasting van het gewas en die van de plant met elkaar gecorreleerd zijn, en wel in positieve zin. Dat wil zeggen, dat wanneer het percentage zieke planten gering is, daarmede gepaard gaat een weinig hevige aantasting van de plant. De meeste planten zullen zich herstellen en tot kleine planten uitgroeien. Typische voorbeelden hiervan vindt men bij van Rümkers Dikkop, Hijlkema's A × v.R.D. en Heine's Kolben. Is het percentage zieke planten hoog, dan is ook de hevigheid van de aantasting groot, zoodat de meeste planten in jeugdstadium te gronde gaan, zooals b.v. bij Little Club K.

2. bij een onderlinge vergelijking van de waarnemingen binnen een ras, dat in vele gevallen een negatieve correlatie bestaat tusschen de graad van aantasting van het gewas en die van de plant. Zoo b.v. bij Fylgia B, Ceres C en F, Little Club B en F. Dit verschijnsel, dat volkomen in tegenspraak schijnt te zijn met de onder 1 genoemde positieve correlatie moet als volgt verklaard worden. Groeien planten, die kleine planten hadden moeten worden, uit tot normale planten, of wordt bij de waarneming de grens tusschen kleine en normale planten verschoven ten gunste van de normale plant, zoodat te veel normale planten worden geteld, dan neemt het percentage zieke planten af, terwijl — tengevolge van het afnemen van de kleine planten, dus relatief toenemen van de uitvallende planten en dwergplanten — de hevigheid van de aantasting, dus de graad van aantasting van de plant toeneemt.

3. dat er een vrij groote variatie bestaat tusschen de waarnemingen van verschillende jaren. Voor een deel berust deze op de uitwendige omstandigheden. Ook in de gevoeligheid komen — ondanks de uniforme inoculatiemethode — van jaar op jaar vrij groote schommelingen in het percentage stuifbrandplanten voor. Anderdeels moet deze toegeschreven worden aan het kleine aantal planten — 40 per proef — waarmee werd gewerkt.

Om een indruk te krijgen van de overgevoeligheid van een ras, zijn, zonder te letten op de stuifbrandherkomst waarmee werd geïnoculeerd, in tabel 5 de gemiddelden per ras weergegeven, terwijl deze in fig. 4 grafisch zijn uitgezet. Alleen Little Club K werd niet samen genomen met Little Club B, C en F. Ook van de contrôles zijn de gemiddelden opgenomen. Deze komen, wat betreft de graad van aantasting van het gewas niet boven de 7 % uit. Bij de 181 waarnemingen, waaruit

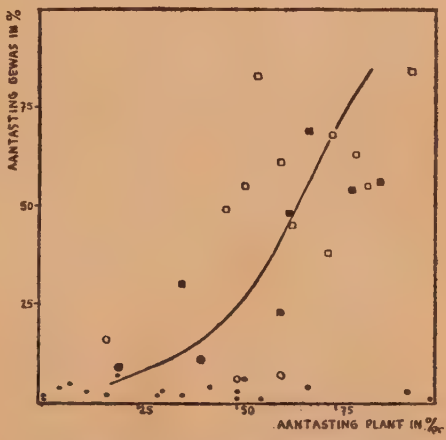


Fig. 4. Verband tusschen de aantasting van het gewas en die van de plant volgens de gegevens van tabel 5. Elk teeken stelt een ras voor. □, ■ zeker overgevoelig, gemiddelde uit 1–2, resp. 3 of meer bepalingen, ○, ● vermoedelijk overgevoelig, gemiddelde uit 1–2, resp. 3 of meer bepalingen. . contrôles.

deze gemiddelde contrôles zijn berekend, is de verdeeling als volgt:

Schijnbare overgevoeligheid in %	Aantal gevallen in %
0	43,5
1– 5	26
6–10	24
11–15	6
16–20	0,5

Bij één enkele waarneming is men dus boven de 15 % wel zeker met echte gevoeligheid te doen te hebben. Bij een gemiddelde uit een aantal waarnemingen bereikt men deze zekerheid reeds bij een lager percentage, volgens tabel 5 reeds boven de 7 % (zie ook fig. 4). Aan de hand van deze grenzen kan men vaststellen, dat Hijlkema's A × v.R.D., Blanka, Heine's Kolben vermoedelijk overgevoelig zijn. Voor Marquis, die met 7 % op de grens ligt, is dit ook waarschijnlijk, wanneer men let op de zeer lage gemiddelde waarde bij de contrôle. Voor Pentad is op deze wijze geen overgevoeligheid vast te stellen, evenmin als voor Hijlkema's A × v.R.D. met C (tabel 4). Vilmorin 29 met C geeft hooge aantastingspercentages, maar het gebruikte zaad vertoonde veel schot en de opkomst was slecht met een kiemkracht van 62 %, zodat dit proefnummer vermoedelijk schijnbaar

TABEL 5

De gemiddelde overgevoeligheid van de volwassen plant

Groep en ras	Overgevoelig				Contrôle (Resistent of gevoelig)		
	Inoculatie met	Aantal waarnemingen	Aantasting in %		Aantal waarnemingen	Aantasting in %	
			Gewas	Plant		Gewas	Plant
V Blanka	B, C, F	4	11	41	9	3	12
Hijlk. A×v.R.D.	B, C, F	4	9	20	7	5	8
v. Rümkers Dikkop	B, C	3	30	36	3	1	100
Picardie	B, C, F,	3	48	63	5	4	43
Atle	B, C, F	5	23	61	4	2	17
Kota	B, F	2	63	80	5	1	0
Sully	F	1	49	47			
Fylgia	B, C, F	5	54	79	8	3	31
Ceres	B, C, F	6	56	86	7	2	30
VI Little Club	B, C, F	6	69	68	4	6	50
IV Vilmorin 29	F	1	38	73			
II Renfrew	K	1	55	52	4	1	0
III Pentad	K	1	6	50	5	7	20
Preston	K	2	45	64	5	1	50
Heine's Kolben	K	1	16	17	7	4	5
Florence × Aurore	K	1	83	55	2	3	50
VI Little Club	K	2	84	94	4	6	50
VII Marquis	K	2	7	61	18	1	56
Van Hoek	K	1	55	83	13	3	93
Thew	K	1	61	61	14	4	68
Reward	K	1	68	74	12	2	36

overgevoelig is. Dit is ook meer in overeenstemming met het schema van tabel 2.

Men kan de mate van overgevoeligheid ook vaststellen aan de kiemplant, door meting van de lengte van de bladeren. De metingen, die alleen in 1942 — 19 tot 21 dagen na het zaaien — zijn verricht, zijn op de volgende wijze verwerkt. De lengte van de drie bladeren werd gesommeerd en van deze som werd voor de contrôles — van elk ras afzonderlijk — het gemiddelde bepaald en op 100 gesteld. Aan de hand van de spreiding van de bladlengtesommen kunnen wij dan vaststellen, waar ongeveer de beneden-grens ligt van de „normale" bladlengte. Nemen wij aan, dat deze bij 85 ligt, dan behooren 93 % van de contrôleplanten tot de normale. Slechts 7 % ligt onder de 85 en behoort dus tot de abnormale planten.

Verdeelen wij het traject van 0–85 in drie gelijke deelen, dan krijgen wij vier klassen:

a. 0–28,
b. 29–56,
c. 57–84,
d. 85 en grooter.

Verdeelen wij nu de planten van de overgevoelige inoculatienummers over deze klassen en passen wij hierop de formules toe voor de overgevoeligheid

$$100 \times \frac{a+b+c}{a+b+c+d} \text{ en } 100 \times \frac{a+\frac{1}{2}b}{a+b+c}$$

dan krijgen wij op deze wijze een maatstaf voor de overgevoeligheid van de jonge plant. Tabel 6 geeft de op deze wijze berekende overgevoeligheid weer met de bijbehoorende contrôles.

TABEL 6

De overgevoeligheid, bepaald aan de kiemplant, 19–21 dagen na het zaaien (1942)

Geinoculeerd met herkomst	Overgevoelig						Contrôle		
	B		C		F		Aantal waar-nemin-gen	Aantasting in %	
Ras	Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %				
	Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant		Gewas	Plant
v. Rümkers Dikkop .	87	22	80	42			3	5	0
Picardie	68	32	80	28			3	2	50
Atle	68	44	43	40			1	8	33
Kota					82	75	4	9	4
Fylgia	41	47	81	63			2	8	0
Ceres	59	83	95	62	86	80	5	5	11
Little Club	89 [1]	58 [1]	98	35	81 [1]	66 [1]	4	13	53
Vilmorin 29	3 [2]	0 [2]	74 [3]	61 [3]			2	5	12
Renfrew	88	63					4	6	0
Pentad	36	25					2	14	41
Preston	54	80					5	7	8
Little Club	96 [1]	99 [1]					4	13	53

[1]) Bepaling uit 2 × 40 planten.
[2]) Niet overgevoelig.
[3]) Vermoedelijk niet overgevoelig; veel schot en opkomst slechts 62 %.

Aangezien de afgrenzing van de groepen *a*, *b* en *c* willekeurig is gekozen, kunnen wij geen overeenstemming verwachten van de hier gevonden cijfers met die van de overgevoeligheid bepaald aan de volwassen plant.

De grens tusschen ziek en normaal (*c* en *d*) is bij de kiemplant scherper getrokken; bij de volwassen plant immers is de grens tusschen kleine en normale plant dikwijls zeer moeilijk vast te stellen. We kunnen dus verwachten, dat de overgevoeligheidswaarden voor de aantasting van het *gewas*, bepaald aan de kiemplant, hooger zullen zijn. Uit een vergelijking van de aantasting van kiemplant en volwassen plant, berekend uit dezelfde proefnummers van 1942, blijkt dit zeer duidelijk (tabel 7).

TABEL 7

Vergelijking van de gemiddelde overgevoeligheid van de volwassen plant en die van de kiemplant, samengesteld uit de overeenkomstige gegevens over 1942 van tabel 4 en 6

Ras	Inoculatie met	Volwassen plant		Kiemplant		Verschil t. g. v. kiemplant	
		Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %	
		Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant
v. Rümkérs Dikkop .	B, C	28	34	84	32	+56	− 2
Picardie	B, C	48	68	74	30	+26	−38
Atle	B, C	28	72	56	42	+28	−30
Kota	F	65	80	82	75	+17	− 5
Fylgia	B, C	40	94	61	55	+21	−39
Ceres	B, C, F	59	84	80	75	+21	− 9
Little Club	B, C, F	69	76	89	53	+20	−13
Renfrew	K	55	52	88	63	+33	+11
Pentad	K	6	50	36	25	+30	−25
Preston	K	49	69	54	80	+ 5	+11
Little Club	K	94	100	96	99	+ 2	− 1

De waarden gevonden voor de kiemplanten liggen van 2–56 %, gemiddeld 24 % hooger, terwijl de uit de contrôles bepaalde schijnbare overgevoeligheid, die bij de volwassen plant 1–7 % bedraagt, gemiddeld 3 %, bij de kiemplant 2–14 %, gemiddeld 7 % is, dus slechts gemiddeld 4 % hooger is. De waarden van de aantasting van de *plant* zijn bij de kiemplant meest lager dan bij de volwassen plant, bij de contrôles zijn zij, zooals reeds eerder uiteengezet is, van geen belang.

De bepaling van de overgevoeligheid aan de kiemplant geeft dus het verschijnsel veel scherper weer en het moet mogelijk zijn in gevallen, waar de overgevoeligheid bij de volwassen plant twijfelachtig is of niet kan worden vastgesteld, door meting van de kiemplanten een overgevoeligheid aan te toonen. Jammer genoeg ontbreken de metingen voor de dubieuze gevallen Blanka en Hijlkema's A × v.R.D. met B, C en F en Marquis en Heine's Kolben met K. Slechts voor Pentad K beschikken we over gegevens, die waarschijnlijk maken, dat Pentad overgevoelig is voor K. Deze overgevoeligheid komt bij de volwassen plant in het geheel niet tot uiting.

VII. DE AFGRENZING VAN DE OVERGEVOELIGHEID

De in het vorige hoofdstuk gestelde vraag in hoeverre de overgevoeligheid een op zichzelf staand verschijnsel is en in hoeverre zij door overgangen verbonden is met de gevoeligheid eenerzijds en de resistentie anderzijds, kan nu nader onder de oogen worden gezien.

Uit de gegevens betreffende de mate van overgevoeligheid blijkt reeds, dat er een geleidelijke overgang is van sterk overgevoelig over matig en weinig over-

gevoelig naar resistent. Dit behoeft ons niet te verwonderen, omdat wij deze geleidelijke overgang reeds kennen bij de gevoeligheid, die daar heeft geleid tot de indeeling in de vatbaarheidsklassen 1 t/m 4 (Oort, 6).

Hoe staat het nu met de afgrenzing van de overgevoeligheid ten opzichte van de gevoeligheid?

Bij Ceres C werd reeds in het eerste jaar, dat de overgevoeligheid werd geconstateerd, waargenomen, dat alle 9 dwergplanten stuifbrandaren hadden gevormd. In 1942 deed zich hetzelfde verschijnsel bij Ceres C voor. De beide dwergplanten vertoonden stuifbrand, de kleine en normale planten waren gezond. Bij geen van de andere rassen en herkomsten werd stuifbrand gevonden. In 1943 werd het verschijnsel nader vervolgd en bleek stuifbrand voor te komen bij de volgende inoculaties, maar uitsluitend bij dwergplanten:

	Aantal planten
Ceres C	niet
Little Club C	7
Little Club . . . . . B	1
Heine's Kolben . . . . . K	1
Sully . . . . . F	1

Bovendien werd waargenomen, dat bij verschillende nummers dwergplanten voorkomen, die weliswaar geen stuifbrand vertoonen, maar die toch hetzij in blad of aar van de normale, gezonde planten afwijken. In fig. 15 ziet men van Little Club afgebeeld van links naar rechts:

a. twee normale gezonde aren, niet geïnfecteerd.
b. twee normale stuifbrandaren, geïnfecteerd met herkomst E. De leden van de aarspil zijn tengevolge van de infectie gestrekt, zoodat de stuifbrandaar veel langer is dan de gezonde.
c. twee kleine gezonde aren, niet geïnfecteerd, ontstaan uit zijhalmen. De halm en aar zijn gelijk aan de normale gezonde, alleen kleiner van afmeting.
d. vier aren van dwergplanten, geïnfecteerd met C.

Bij drie van de vier aren is een duidelijke strekking van de aarspil waar te nemen, tengevolge waarvan de normale aarvorm geheel verloren is gegaan. Bovendien zijn de pakjes slecht ontwikkeld. Bij de vierde aar is in lichte mate sporenvorming waar te nemen.

De symptomen in de aar of in het bovenste blad, waarbij geen sporenvorming optreedt, zullen atypisch genoemd worden, in tegenstelling met die waarbij sporenvorming optreedt (typische symptomen). De slechte ontwikkeling van de pakjes, tengevolge waarvan spichtige aren, die geen korrel zetten, ontstaan, wordt niet tot de atypische symptomen gerekend. Of de bloemen steriel zijn werd niet onderzocht.

Atypische symptomen zijn behalve bij Little Club C nog waargenomen bij Fylgia B, C en F (chlorotische strepen op het bovenste blad en opkrullen van dit blad). Zie fig. 16.

Deze atypische symptomen komen alleen bij dwergplanten voor. Het is waarschijnlijk, dat alleen de hoofdhalm typische en atypische symptomen vertoont. Herstelt de plant zich door uitstoeling, dan zijn de zijhalmen weliswaar korter, maar overigens gezond en normaal.

Dit blijkt in die zeldzame gevallen, waarbij van een met overgevoeligheid reageerende plant behalve de hoofdhalm, ook een zijhalm uitgroeit.

Bij Little Club C zijn vier dergelijke planten gevonden (fig. 13). De aren van drie hoofdhalmen (links) vertoonen atypische, die van de vierde typische stuifbrandsymptomen. De zijhalmen (rechts) zijn klein, maar normaal.

Bij Ceres C kwam één plant voor met twee halmen. De hoofdhalm is een dwergplant met typische symptomen, de zijhalm is normaal en krachtig ontwikkeld.

Laten wij de gevallen ,waarbij slechts één dwergstuifbrandplant optreedt, nl. Sully en Heine's Kolben buiten beschouwing, dan zijn er slechts drie rassen, die min of meer regelmatig typische en (of) atypische symptomen vertoonen.

Dit zijn de rassen Fylgia, Ceres en Little Club. Daarbij is opvallend, dat vooral herkomst C dit verschijnsel teweeg brengt. B en F doen het in veel geringer mate, terwijl planten met K geïnfecteerd het wellicht niet vertoonen.

Men zou deze typische symptomen bij met overgevoeligheid reageerende rassen als een overgang naar de gevoeligheid kunnen beschouwen. Dit lijkt mij — voor zoover het onderzoek thans een beslissing in deze toelaat — niet gemotiveerd. Het is namelijk niet mogelijk gebleken, door beïnvloeding van de uitwendige omstandigheden de overgevoeligheid van Fylgia, Ceres en Little Club maar eenigszins te verschuiven in de richting van de gevoeligheid. De somtijds optredende typische en atypische symptomen behooren dus bij de overgevoeligheid, zijn daar als het ware een — hoewel minder belangrijk — kenmerk van. En deze symptomen zijn een bewijs te meer, dat de overgevoelige rassen inderdaad vatbaar zijn, in de zin, dat de parasiet in de plant doordringt (zie blz. 81).

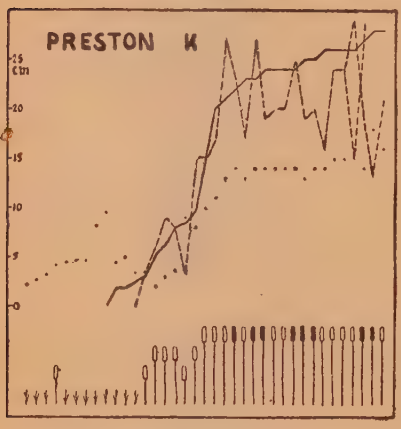


Fig. 5. Preston K (overgevoelig en gevoelig). Verklaring zie bij fig. 1.

Het woord veldresistent is hiermee ook gemotiveerd: sommige rassen, zooals Ceres, zijn niet in werkelijkheid resistent, zij vertoonen bij zorgvuldig opkweeken soms stuifbrand, maar op het veld wordt geen stuifbrand gevonden.

Op twee punten moet nog de aandacht gevestigd worden: In de eerste plaats vertoonde Preston K de merkwaardigheid, dat het ras in 1942 met overgevoeligheid op K reageerde (afstervende, dwerg- en kleine planten zonder stuifbrand) en tegelijkertijd ook met gevoeligheid (normale planten met stuifbrand) (fig. 5). Of bij dit ras een vermenging van zaad of een inkruising heeft plaats gehad, of dat de stuifbrand onzuiver is geweest, valt niet te zeggen. Het volgende jaar was alleen overgevoeligheid te constateeren, zoodat dit waarschijnlijk de normale reactie is.

Het tweede geval heeft betrekking op een stam uit een kruising van het Veredelingsbedrijf te Hoofddorp; op het veld waren in 1943 in kunstmatig geïnfecteerd materiaal tusschen een groot aantal normale gezonde planten, enkele dwergplanten met stuifbrand te vinden. Deze dwergplanten deden veel aan de in de kistjes optredende dwergplanten denken. Een nadere analyse van dit geval ontbreekt nog.

Men kan zich de vraag stellen, of de stuifbrand, die bij dwergplanten optreedt,

genetisch gelijk is aan de herkomst waarmee werd geïnoculeerd of dat een selectie in de overgevoelige plant plaats vindt.

Proeven in deze richting zijn nog niet genomen, maar gezien de stabiliteit van de overgevoeligheidsreactie lijkt deze veronderstelling minder waarschijnlijk.

VIII. DE INVLOED VAN DE UITWENDIGE OMSTANDIGHEDEN

a. Invloed van de temperatuur tijdens de rijping en de kieming.

In 1942 werden Fylgia-planten op het veld met herkomst C geïnoculeerd. De planten werden onmiddellijk daarna in potten geplant en in een Noordkas, waarin geen direct zonlicht viel, geplaatst bij temperaturen van resp. 13°, 18° en 24° C. De planten van 13° stonden in een kasafdeeling, die op 13° gekoeld werd, de planten van 18° en 24° werden in een kasafdeeling geplaatst, die tusschen ± 12° en 18° schommelde. De aren en een stuk van de halm werden in wijde glazen cylinders, die van onder en boven van watten waren voorzien, ingesloten. Met een klein verwarmingselement en een thermoregulator werden de cylinders op de vereischte temperatuur gehouden. Behalve bij 24° was de korrelzetting goed. De planten bleven van 27 Juni (tijdstip van inoculatie) tot 17 Juli bij de diverse temperaturen.

Het zaad werd het volgende voorjaar bij 4 verschillende temperaturen uitgezaaid, van iedere temperatuurscombinatie ± 40 korrels, als volgt:

3° Gezaaid 9 Februari; 41 dagen bij 3°, daarna in ongestookte, maar door zijn ligging warme Zuidkas.
6° Gezaaid 9 Februari; 41 dagen bij 6°, daarna in idem Zuidkas.
10° Gezaaid 16 April; 28 dagen bij 10°, daarna in Zuidkas.
w Gezaaid 16 April, blijvend in Zuidkas.

De planten, die bij 3° en 6° gezaaid zijn, kwamen reeds 22 Maart in de Zuidkas, zijn dus bij hun nabehandeling aanvankelijk aan een minder hooge temperatuur bloot gesteld.

De overgevoeligheid werd bepaald volgens de in hoofdstuk VI voor de volwassen plant aangegeven methode. Er was niet voldoende zaad om alle kiemingstemperaturen volledig toe te passen, zoodat de 6° alleen voorkomt bij de rijpingstemperatuur van 18°. De resultaten zijn in de volgende tabel neergelegd (tabel 8).

TABEL 8

Invloed van de temperatuur gedurende rijping en kieming op de overgevoeligheid. Fylgia C, 1943

Rijping bij	13°		18°		24°		Gemiddeld	
Kieming bij	Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %	
	Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant
3°	32	18	55	74	34	71	40	54
6°	(17)	(25)	–	–	–	–	–	–
10°	13	30	64	48	49	34	42	37
w.	24	28	69	79	46	41	46	49
Gem.	23	25	63	67	43	49	43	47

Beschouwen wij allereerst de invloed van de temperatuur tijdens de rijping, dan vinden wij, dat de overgevoeligheidsreactie onafhankelijk van de kiemings-

temperatuur, zoowel voor de aantasting van het gewas als voor die van de plant, bij 18° het hevigst is, bij 24° belangrijk afneemt, en bij 13° nog slechts betrekkelijk gering is. De kiemingstemperatuur is van geringe beteekenis, de cijfers geven wel vrij groote verschillen te zien, maar de hoogere en lagere waarden zijn onregelmatig over de verschillende temperaturen verdeeld, zoodat de gemiddelden geen duidelijke invloed van de kiemingstemperatuur laten zien.

Er is echter wel een aanwijzing, dat de temperatuur tijdens de kieming invloed heeft op het optreden van stuifbrandsymptomen bij de dwergplanten (tabel 9).

TABEL 9

Invloed van de kiemingstemperatuur op het optreden van typische en atypische symptomen Fylgia C, 1943

Kieming bij	Aantal planten met symptomen			
	Opgekomen	Dwerg	typisch	atypisch
3°	107	10	0	0
6°	35	3	0	0
10°	121	29	4	9
W.	109	11	0	2

Wegens het geringe aantal waarnemingen zijn de gegevens van de verschillende rijpingstemperaturen samen genomen.

Als tweede proef werd bij de rassen Fylgia en Ceres, geïnoculeerd met C en bij Little Club C en K, alle normaal op het veld afgerijpt, de invloed van de kiemingstemperatuur alleen nagegaan. De kiemingstemperatuur en de duur van de behandeling waren volkomen gelijk aan die van de vorige proef.

De resultaten zijn te vinden in tabel 10. Ook hier is geen invloed van de kiemingstemperatuur op de overgevoeligheidsreactie waar te nemen.

TABEL 10

Invloed van de kiemingstemperatuur op de overgevoeligheid (1943)

Kieming bij	Fylgia C		Ceres C		Little Club C		Gemiddelde		Little Club K	
	Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %	
	Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant
3°	55	80	38	50	47	75	47	68	64	83
6°	30	70	37	36	41	46	36	51	69	94
10°	48	34	60	60	46	50	51	48	63	89
W.	42	41	44	94	41	57	42	64	74	88
Gemiddeld	44	56	45	60	44	57	44	58	68	88

Gaan wij na, hoe het staat met de symptomen, dan blijkt, dat de rassen zeer verschillend reageeren (tabel 11). Fylgia reageert op dezelfde wijze als boven, met een duidelijk maximum aan meest atypische symptomen bij 10°. Bij Ceres treden typische symptomen op bij 3°, 6° en 10°, bij hoogere temperatuur ontbreken ze. Bij Little Club treden planten met typische en met atypische symptomen in het bijzonder bij de temperaturen van 10° en hooger op. Little Club reageert met K zoo hevig, dat de meeste planten vóór het in aar komen afsterven en er dus slechts

TABEL 11

Invloed van de kiemingstemperatuur op het optreden van typische en atypische symptomen. De getallen hebben betrekking op het aantal planten per kistje met 40 korrels. Gemiddelde opkomst bij eerste drie rassen 38, bij Little Club K 30 planten

Kieming bij	Fylgia C			Ceres C			Little Club C			Little Club K		
		Symptomen			Symptomen			Symptomen			Sxmptomen	
	Dwerg	Typisch	Atypisch	Dwerg	Typisch	Atypisch	Dwerg	Typisch	Atypisch	Dwerg	Typisch	Atypisch
3°	5	0	0	9	6	0	7	0	0	1	0	0
6°	2	0	0	8	5	0	10	0	8	3	0	0
10°	11	2	8	13	9	0	12	2	6	2	0	0
W.	7	1	2	2	0	0	11	7	4	2	0	0

zeer weinig dwergplanten overblijven. Hierbij werden geen symptomen waargenomen.

b. Invloed van de temperatuur gedurende de verdere ontwikkeling en van de standruimte.

Bij Fylgia C en Ceres C werd nagegaan wat de invloed was van de temperatuur gedurende de verdere ontwikkeling en van de standruimte. De volgende behandelingen werden toegepast:

w–k Gezaaid 21 April; 23 dagen in ongestookte, doch door zijn ligging warme Zuidkas, daarna buiten (warm–koud).

w–w Gezaaid 21 April; blijvend in Zuidkas.

k–k Gezaaid 1 Maart; 21 dagen bij 6° en 26 dagen in koele Noordkas, daarna buiten.

k–w Gezaaid 1 Maart; 21 dagen bij 6° en 26 dagen in koele Noordkas, daarna in Zuidkas.

De w–k-behandeling is de normale behandeling, zooals deze bij al het andere materiaal wordt toegepast.

Om de invloed van de standruimte na te gaan, werden van elke serie een kistje met 40 en een met 10 korrels gezaaid. Het gebruikte zaad was van dezelfde inoculatienummers afkomstig als bij de vorige proeven.

De resultaten van deze proef zijn neergelegd in tabel 12.

TABEL 12

Invloed van de temperatuur gedurende de verdere ontwikkeling en van de standruimte op de overgevoeligheid (1943)

Voorbehandeling		Ceres C		Fylgia C			
		Warm		Warm		Koud	
Na-behandeling	Aantal korrels per kistje	Aantasting in %		Aantasting in %		Aantasting in %	
		Gewas	Plant	Gewas	Plant	Gewas	Plant
koud	40	52	95	62	62	24	28
	10	45	90	45	100	10	0
warm	40	54	81	63	85	58	7
	10	50	100	36	88	0	–

Letten wij eerst op de voorbehandeling (de temperatuur tijdens de kieming), dan blijkt, dat de lage temperatuur hier — in tegenstelling met de vorige proeven — de aantasting van gewas en plant meer of minder sterk verlaagt.

Een verklaring hiervoor is niet te geven, slechts moet opgemerkt worden, dat de behandeling bij deze proef niet gelijk was aan die van de vorige; in de zaaitijd b.v. verschillen zij 20 dagen, zoodat ook aan een invloed van het licht gedacht kan worden.

De nabehandeling (temperatuur 47 dagen na het zaaien) is althans bij hooge kiemingstemperatuur van geen invloed op de overgevoeligheid. Bij lage kiemingstemperatuur treden wel verschillen op, maar de proeven zijn te weinig in aantal om een conclusie toe te laten.

De standruimte heeft bij Fylgia een duidelijke invloed. Bij wijde zaai daalt de aantasting van het gewas, terwijl die van de plant stijgt. Dat beteekent, dat zich herstellende planten, die bij dichte zaai tot dwerg- of kleine planten zouden uitgroeien, bij wijde zaai de gelegenheid hebben zich te ontwikkelen tot normale planten of althans van normale niet te onderscheiden planten. Het uitgroeien tot dwerg- of kleine planten is dus voor een deel een gevolg van concurrentie. De in hun jeugd in ontwikkeling achter gebleven planten worden dus om zoo te zeggen door de overige planten overwoekerd en blijven tengevolge daarvan nog meer achter.

Of het optreden van typische en atypische symptomen ook bevorderd wordt door dichte stand is op het oogenblik niet uit te maken. Bij deze proef werden geen typische symptomen en slechts bij twee planten van Fylgia atypische symptomen waargenomen.

De resultaten kunnen als volgt samengevat worden:

1. De rijpingstemperatuur heeft bij Fylgia C een groote invloed op de overgevoeligheid. Bij 18° zijn de aantastingspercentages $\pm 3 \times$, bij 24° $\pm 2 \times$ zoo groot als bij 13°.
2. De temperatuur tijdens de kieming (tot 30 à 45 dagen na het zaaien) heeft bij Fylgia C, Ceres C en Little Club C en K geen duidelijke invloed op de aantasting. Fylgia C geeft het meeste symptomen (typische en atypische) bij 10°. Ceres C alleen typische symptomen bij 3–10°. Little Club C typische en atypische symptomen bij 6° en hooger.
3. Hoogere of lagere temperatuur gedurende de verdere ontwikkeling heeft bij Fylgia C en Ceres C geen invloed op de overgevoeligheid.
4. Bij wijdere stand daalt vooral bij Fylgia C het aantastingspercentage van het gewas, terwijl dat van de plant stijgt. Dit beteekent, dat herstellende planten bij wijde stand tot normale planten uitgroeien.

Uit deze proeven blijkt overtuigend, dat het niet mogelijk is de overgevoeligheid door een bepaalde behandeling in gevoeligheid te doen overgaan. En slechts bij een zeer lage rijpingstemperatuur kan de overgevoeligheidsreactie wellicht zoo gemaskeerd worden, dat schijnbare resistentie optreedt. De groote invloed van de rijpingstemperatuur geeft een verklaring voor de in verschillende jaren nog al eens sterk wisselende aantastingspercentages.

IX. DISCUSSIE

Er is reeds op gewezen, dat ook bij vele andere planten het verschijnsel van de overgevoeligheid is waargenomen.

Wij moeten thans nader onder de oogen zien, in hoeverre het door ons waar-

genomen verschijnsel overeenstemt met overgevoeligheid bij andere planten.

Het is STAKMAN (9) geweest, die bij zijn anatomisch onderzoek van tarweplanten, die in hooge mate resistent zijn tegen de aantasting van Puccinia graminis, waarnam, dat de cellen van de waardplant op de aantasting zoo hevig reageeren, dat zij doodgaan, terwijl de schimmel zich niet of slechts weinig verder kan uitbreiden.

Hij zegt daarvan: Unquestionably the host plant in such cases is often hypersensitive to the fungus, since the fungus kills very early much of the host tissue and fails to develop normally, in sharp contrast to the conditions in normal infection. Where extreme incompatibility exists between host and parasite, there is often no externally visible evidence that the fungus has even gained entrance.

Dergelijke verschijnselen waren reeds eerder waargenomen door WARD (12) e.a., maar het is STAKMAN geweest, die het eerst van overgevoeligheid en onverdraagzaamheid heeft gesproken.

Nadien is het verschijnsel van de overgevoeligheid, dus van de onverdraagzaamheid van plant en parasiet bij min of meer resistente planten herhaaldelijk waargenomen. Het is blijkbaar een algemeen verschijnsel, dat in staat tusschen de volkomen resistentie, waarbij de parasiet de plant hoogstens kan binnendringen en de vatbaarheid, waarbij de parasiet zich normaal kan ontwikkelen.

Dit komt tot uitdrukking in de vatbaarheidsschaal, zooals die bij zoovele ziekten wordt toegepast, vooral bij de roest- en meeldauwziekten, maar ook bij de aardappelwratziekte, bij de vetvlekkenziekte (MASTENBROEK, 4) e.a.

In deze schaal die van 0 tot en met 4 loopt, wordt als vatbaarheidsgraad 1 en 2 beschouwd, een aantasting, waarbij necrose optreedt met geringe of geheel ontbrekende sporenvorming, en die volgens STAKMANS opvattingen dus tot de overgevoeligheid moet worden gerekend. Door GASSNER en STRAIB (zie voor literatuur hierover ROEMER, FUCHS en ISENBECK, 7) is aangetoond, dat deze vatbaarheidsgraden door wijziging van de temperatuur, de vochtigheid van de lucht en de belichting gemakkelijk naar de resistente of naar de vatbare kant verschoven kunnen worden. Het heeft er alle schijn van, dat de overgevoeligheid in deze gevallen slechts een verschijnsel is, dat optreedt binnen de vatbaarheidsreeks, en dus als het ware synoniem is met geringe vatbaarheid. Dat staat in scherpe tegenstelling met de hierboven genoemde twee parallelle reeksen, waarbij de overgevoeligheid *naast* de gevoeligheid (d.i. vatbaarheid s.l.) staat.

Bovendien is er geen enkel geval in de literatuur bekend — behalve wellicht bij de virusziekten (BAWDEN, 15, blz. 245) — waarbij de geheele plant te gronde gaat.

In tabel 13 zijn de gegevens uit tabel 2 samengevat. Het symbool + voor gevoeligheid (stuifbrandaren) is vervangen door ■, terwijl de physiologische rassen in een andere volgorde zijn geplaatst. Het is evident, dat de witte vierkantjes de onregelmatige verdeeling van de zwarte vierkantjes zoodanig aanvullen dat een regelmatige figuur ontstaat, met uitzondering wellicht van de reactie van rassengroep II op physio 6. Een vierkant geeft dus aan dat een ras vatbaar s. str. is. Zwart en wit of het ras gevoelig of overgevoelig is.

Op een vatbaarheids s. str. — onvatbaarheidsprincipe (vierkantjes tegenover rondjes) is dus gesuperponeerd een gevoeligheids — overgevoeligheidsprincipe (zwart–wit), dat in tweede instantie bepaalt of de plant op het veld al of geen stuifbrand zal vertoonen.

Het eerste principe treedt in trappen (graden) op, het tweede niet. Het is in feite dus niet juist — zooals in het voorgaande steeds is geschied — te spreken van meer of minder sterke overgevoeligheid. De aantasting in procenten geeft

TABEL 13

Overzicht van de reactie van de tarwerassengroepen op de physios. ○ *resistent,* □ *vatbaar s. str. en overgevoelig,* ■ *vatbaar s. str. en gevoelig.* S_1 *en* S_2 *zijn specifieke resistentiefactoren,* Σ_1 *en* Σ_2 *zijn de in de schimmel aanwezige complementaire factoren. Alleen* $S_1 + \Sigma_1$ *of* $S_2 + \Sigma_2$ *geven onvatbaarheid s. str.* G_1 *en* G_2 *zijn specifieke overgevoeligheidsfactoren,* Γ_1 *en* Γ_2 *zijn de in de schimmel aanwezige complementaire factoren. Alleen* $G_1 + \Gamma_1$ *of* $G_2 + \Gamma_2$ *geven overgevoeligheid. De overgevoeligheid komt alleen tot uiting, wanneer de plant vatbaar s. str. is*

Rassengroep \ Physio	1	2	3	4	5	6	
I	○	○	○	○	○	○	$S_1S_1S_2S_2$
II	○	○	○	○	○	□	
III	○	○	○	○	■	□	$S_1S_1s_2s_2$ G_1G_1
IV	○	○	○	○	■	■	$S_1S_1s_2s_2$ g_1g_1
V	□	■	□	■	■	■	$s_1s_1s_2s_2$ $g_1g_1G_2G_2$
VI	□	■	□	■	■	□	$s_1s_1s_2s_2$ $G_1G_1G_2G_2$
VII	■	■	■	■	■	□	$s_1s_1s_2s_2$ $G_1G_1g_2g_2$
VIII	○	○	■	■	○	○	$s_1s_1S_2S_2$ g_2g_2
IX	○	○	□	■	○	○	$s_1s_1S_2S_2$ G_2G_2
	$\Sigma_1\Sigma_1$ $\Sigma_2\Sigma_2$	$\Sigma_1\Sigma_1$ $\Sigma_2\Sigma_2$	$\Sigma_1\Sigma_1$ $\sigma_2\sigma_2$	$\Sigma_1\Sigma_1$ $\sigma_2\sigma_2$	$\sigma_1\sigma_1$ $\Sigma_2\Sigma_2$	$\sigma_1\sigma_1$ $\Sigma_2\Sigma_2$	
	$\gamma_1\gamma_1$ $\Gamma_2\Gamma_2$	$\gamma_1\gamma_1$ $\gamma_2\gamma_2$	$\gamma_1\gamma_1$ $\Gamma_2\Gamma_2$	$\gamma_1\gamma_1$ $\gamma_2\gamma_2$	$\gamma_1\gamma_1$ $\gamma_2\gamma_2$	$\Gamma_1\Gamma_1$ $\gamma_2\gamma_2$	

de mate van vatbaarheid s. str. aan, de symptomen wijzen uit of gevoeligheid dan wel overgevoeligheid op de vatbaarheid s. str. is gesuperponeerd.

Een bewijs, dat deze opvatting juist is, vinden wij nog in het volgende. Onder de rassen van groep V resp. VII zijn er eenige, die minder vatbaar s. str. zijn voor de physios 2, 4, 5 en 6 resp. 1 t/m 5. Blanka is een voorbeeld uit de eerste groep, Marquis een uit de tweede. Het blijkt nu, dat juist deze rassen ook met minder sterke of slechts met vermoedelijke overgevoeligheid reageeren op de physios 1 en 3 resp. 6.

In tabel 14 is elk van deze rassen vergeleken met een ras uit dezelfde groep,

TABEL 14

Aantasting van het gewas bij gevoelige en overgevoelige inoculatienummers. □ *overgevoelig*

Ras \ Physio	1	2	3	4	5	6
V Blanka	□ 9	30	□ 16	19	11	6
Fylgia	□ 53	46	□ 61	64	11	50
VII Marquis	34	31	28	31	23	□ 7
Thew	91	89	90	90	84	□ 68

dat zeer vatbaar s. str. is, zoodat het verband duidelijk naar voren treedt.

Ook het volgende pleit voor de juistheid van bovenstaande opvatting. De temperatuur gedurende de rijping van het zaad heeft een zeer duidelijke invloed op de graad van aantasting, zooals voor de overgevoeligheid in hoofdstuk VIII is beschreven. Dezelfde invloed werd gevonden bij gevoeligheid (proeven niet vermeld in dit artikel).

Bij de brandzwammen is het verschijnsel van de overgevoeligheid slechts in weinige gevallen waargenomen.

WESTERN (13) heeft de reactie van haverrassen op herkomsten van de haverstuifbrand (Ustilago avenae en Kolleri) anatomisch onderzocht. Hij onderscheidt 5 graden van resistentie of vatbaarheid. Bij graad 1 kan de schimmel niet binnendringen, bij graad 2 blijft het mycelium alleen tot oppervlakkige weefsels beperkt en treedt necrose van de cellen van de waardplant op. Dit wordt als een overgevoeligheidsreactie beschouwd. Bij de graden 3 t/m 5 heeft meer of minder sterke uitbreiding van de schimmel plaats zonder necrose van de waardplant. Hoewel een anatomisch onderzoek van de overgevoeligheid van tarwe voor U. tritici nog niet is verricht, lijkt het niet waarschijnlijk, dat het verschijnsel bij tarwe vergelijkbaar is met dat van haver.

THREN (11) heeft bij zijn onderzoekingen over de stuifbrand van de gerst (Ustilago nuda) een verschijnsel beschreven, dat zeer veel overeenkomst vertoont met de overgevoeligheid bij tarwe. Hij nam waar, dat bij een aantal gerstnummers een laag aantastingspercentage of het ontbreken van stuifbrand gepaard ging met een zeer gering aantal planten, d.w.z. met een groot verlies aan planten gedurende kieming en verdere ontwikkeling. Hij zegt:

„Wir würden diese Gersten nach der Befallsbeurteilung als hochresistent bezeichnen; die Resistenz dieser Gersten wäre gleichbedeutend mit einer Ueberempfindlichkeit gegen die Infektion durch den Pilz." Vele Japansche gersten vertoonen dit verschijnsel. Bij de Duitsche gersten, die eveneens een slechte kiemkracht en opkomst vertoonden, was door het toepassen van een nieuwe infectiemethode, de kiemkracht aanmerkelijk te verbeteren. Deze methode gaf bij de Japansche gersten evenwel geen beter resultaat. „Sowohl die Ausbildung des ganzen Kornes als auch besonders die Entwicklung des Keimlings erlitt durch die Infektion starke Störungen."

Opmerkelijk is, dat bij deze volgens THREN overgevoelige Japansche rassen — in tegenstelling met de overgevoelige tarwerassen — stuifbrandplanten optreden. In zooverre spreekt THREN zich zelve tegen, want de door hem genoemde gerstnummers vertoonen lang niet altijd een samengaan van een groot verlies aan planten met een laag aantastingspercentage. De nummers 906, 990 en 1338 vertoonen dit verband in het geheel niet, daarentegen zijn er vele andere nummers waarbij een groot verlies aan planten samengaat met een hoog stuifbrandpercentage.

Hoewel het dus geenszins is uitgesloten dat THREN het overgevoeligheidsverschijnsel bij gerst heeft herkend, blijkt dit niet voldoende uit de door hem gepubliceerde gegevens.

Dwerggroei na infectie met brandzwammen is door YOUNG (14) bij Tilletia waargenomen. De dwerggroei treedt alleen op na infectie met één physiologisch ras en gaat gepaard met sterke uitstoeling en het optreden van steenbrand in de aren, zoodat het verschijnsel niet te vergelijken is met de dwerggroei tengevolge van overgevoeligheid.

Steriliteit van de aar, tengevolge van steenbrandinfectie is waargenomen door BRESSMANN (1) en SCHLEHUBER (8). Deze steriliteit treedt evenwel tegelijk met normale steenbrand in de aren op, zoodat ook dit verschijnsel niet met de steriliteit van de dwergplanten vergelijkbaar is.

Met uitzondering van de zeer beknopte vermelding van de overgevoeligheid bij gerstestuifbrand door THREN is er dus noch bij de brandziekten, noch bij ziekten, veroorzaakt door andere parasieten, een verschijnsel bekend dat in eenig opzicht overeenkomt met de overgevoeligheid van de tarwe voor stuifbrand.

In tabel 13 is een poging gedaan de vatbaarheid en de overgevoeligheid op een factorieele basis te stellen. Het vatbaarheids-onvatbaarsheidsprincipe is te verklaren door het aannemen van twee stel specifieke resistentiefactoren S_1S_1 en S_2S_2.

In de stuifbrand moet men dan aannemen, dat twee stel complementaire factoren $\Sigma_1\Sigma_1$ en $\Sigma_2\Sigma_2$ aanwezig zijn. Een ras is resistent, wanneer een stel S-factoren samentreft met een overeenkomstig stel Σ-factoren, dus $S_1S_1 + \Sigma_1\Sigma_1$ of $S_2S_2 + + \Sigma_2\Sigma_2$. In alle andere gevallen is de plant vatbaar. Aangezien het niet bekend is of de resistentie dominant is, zou men in plaats van S_1S_1 enz. ook s_1s_1 enz. kunnen zetten.

Het gevoeligheids-overgevoeligheidsprincipe kan men voorstellen door in de plant twee stel overgevoeligheidsfactoren G_1G_1 en G_2G_2 aan te nemen en in de schimmel twee stel complementaire factoren $\Gamma_1\Gamma_1$ en $\Gamma_2\Gamma_2$. Een ras is overgevoelig, wanneer een stel G-factoren samen treft met een stel Γ-factoren, dus $G_1G_1 + \Gamma_1\Gamma_1$ of $G_2G_2 + \Gamma_2\Gamma_2$, in alle andere gevallen is de plant gevoelig.

Kruisingsproeven zullen moeten uitmaken in hoeverre de hier weergegeven analyse juist is.

X. SAMENVATTING

Bij een onderzoek van 28 zomertarwerassen, die geïnoculeerd waren met 10 herkomsten van stuifbrand, trad bij een aantal rassen wanneer zij geïnoculeerd zijn met bepaalde stuifbrandherkomsten een verschijnsel op, dat aan overgevoeligheid moet worden toegeschreven. De symptomen — die aan den dag treden, wanneer men de geïnoculeerde tarwe in de kas onder gunstige voorwaarden opkweekt — bestaan uit een sterke groeistoring, die tot uiting komt in een verkorting van de eerste drie bladeren. Ook treden chlorotische strepen en vlekken op en misvormingen, die het opkrullen van de bladeren tengevolge hebben (fig. 1, 6, 7, 8 en 9). Vele planten, die de overgevoeligheidsreactie vertoonen, gaan in het twee- of drie-bladstadium te gronde. Degene, die het overleven, herstellen zich langzaam, waarbij de hoofdhalm doorgroeit of — wanneer deze dood gaat — zich zijhalmen kunnen ontwikkelen. De herstelde planten blijven in alle afmetingen veel kleiner dan normaal en zijn — op een enkele uitzondering na — gezond, d.w.z. vertoonen geen stuifbrand. Dwergplanten worden genoemd planten, die gemiddeld slechts de helft van de normale lengte bereiken en geen korrel zetten. Kleine planten zijn van ongeveer normale lengte, maar hebben een dunne halm en aar met geringe korrelzetting (fig. 2, 10, 11 en 12).

Op het veld geeft een hollere stand, die alleen in enkele jaren, b.v. 1943, sterk opvalt, een aanwijzing voor mogelijke overgevoeligheid (fig. 14).

De overgevoeligheidsreactie is specifiek (tabel 2). De 28 onderzochte rassen zijn naar hun vatbaarheid in 9 groepen in te deelen. De overgevoeligheidsreactie treedt nu zeer regelmatig op in bepaalde groepen na inoculatie met bepaalde herkomsten.

De afstamming van de tien bij het onderzoek betrokken herkomsten blijkt uit tabel 1. Zij zijn terug te brengen tot 6 physiologische rassen, die gedurende de proeven constant zijn gebleven. Bij de overgevoeligheid heeft een binnendringen van de schimmel plaats, zoodat ook een vatbaarheid van de planten moet worden aangenomen. Voor het verband tusschen het wetenschappelijke begrip en de practijktermen zie men blz. 83. Voor physiologisch ras is in deze publicatie de afkorting physio ingevoerd.

De overgevoeligheidsreactie kan zeer hevig zijn, maar ook matig of zwak, zoodat men graden van overgevoeligheid kan onderscheiden (fig. 1 en 3).

De graad van overgevoeligheid kan gemeten worden aan de volwassen plant, door het percentage abnormale planten (weggevallen, dwerg- en kleine planten) vast te stellen. Dit wordt de aantasting van het gewas genoemd. Ook kan men de verdeeling van de abnormale planten over de drie typen nagaan en hieruit de aantasting van de plant berekenen (formules blz. 85).

Als contrôle neemt men de nummers, die resistent of gevoelig zijn. Ten gevolge van kiemschimmels, schot of andere aantastingen vertoonen deze een geringe schijnbare overgevoeligheid. In tabellen 3, 4 en 5 zijn de gegevens samengevat. Fig. 4 geeft het verband tusschen de aantasting van het gewas en die van de plant aan. De conclusies die uit deze gegevens werden verkregen zijn vermeld op blz. 87.

Ook aan de kiemplant kan de graad van overgevoeligheid bepaald worden. Stelt men de gemiddelde som van de planten der eerste drie bladeren bij de contrôle op 100, dan blijkt de som te varieeren tusschen 85 en 115. Onder de 85 heeft men met abnormaal korte bladeren te doen. Het percentage van de te korte planten is een maat voor de overgevoeligheid (aantasting gewas). Deelt men het traject van 0–85 in drie gelijke deelen, dan kan men de graad van overgevoeligheid ook afmeten aan de hand van de verdeeling van de sommen der bladlengten over deze drie groepen (aantasting van de plant).

Tabel 6 geeft de op deze wijze berekende overgevoeligheid en tabel 7 geeft een vergelijking van de overgevoeligheid bepaald volgens beide methodes. Het blijkt, dat de volgens de kiemplantmethode bepaalde aantasting van het gewas gemiddeld 24 % hooger ligt, die van de plant 15 % lager, d.w.z. dat de reactie aan de kiemplant scherper is vast te stellen.

Er zijn een aantal rassen, die slechts in geringe mate overgevoelig zijn en deze vormen de geleidelijke overgang naar de resistentie. Tusschen de overgevoeligheid en gevoeligheid evenwel bestaan geen overgangen. Weliswaar treden soms bij de rassen Ceres, Fylgia en Little Club, vooral na inoculatie met C typische en atypische stuifbrandsymptomen op (fig. 15 en 16), maar dit zijn uitzonderingen. Het is waarschijnlijk, dat deze alleen optreden, wanneer de hoofdhalm zich herstelt. De zijhalmen zijn — voorzoover kan worden nagegaan — steeds normaal en gezond (fig. 13). Bij Preston K werd een overgevoeligheidsreactie waargenomen, terwijl bij de normale planten tevens stuifbrand gevonden werd. Hierbij moet niet zoo zeer aan een overgang van gevoeligheid naar overgevoeligheid gedacht worden als wel aan een mogelijke vermenging, hetzij van de tarwe of van de stuifbrand.

De uitwendige omstandigheden hebben invloed op de mate van overgevoeligheid. Zij kunnen evenwel niet de overgevoeligheid in gevoeligheid doen overgaan.

Van het grootste belang is de temperatuur tijdens de afrijping, terwijl ook de standruimte van invloed is. De temperatuur tijdens de kieming en de verdere ontwikkeling is van weinig belang voor de mate van overgevoeligheid. Alleen

het meer of minder optreden van planten met typische of atypische symptomen staat onder invloed van de kiemingstemperatuur. De resultaten zijn samengevat in de tabellen 8 t/m 12, terwijl in de tekst een samenvatting is te vinden op blz. 96.

Alle beschreven verschijnselen, in het bijzonder ook die betreffende de invloed van de uitwendige omstandigheden, wijzen er op, dat de overgevoeligheid *geen* schakel vormt tusschen de resistentie en de vatbaarheid, zooals voor zoovele schimmelziekten wordt aangenomen (roest- en meeldauwziekten, aardappelwratziekte, vetvlekkenziekte e.a.), maar dat bij de stuifbrand van de tarwe twee principes aanwezig zijn, een vatbaarheids-onvatbaarheidsprincipe, dat in verschillende graden voorkomt en een daarop gesuperponeerd gevoeligheids-overgevoeligheidsprincipe, dat geen gradatie kent. Het is dus in feite niet juist, om — zooals in dit artikel is gedaan — van een min of meerder sterke overgevoeligheid te spreken. De vatbaarheid is meer of minder groot, bij een gegeven overgevoeligheid of gevoeligheid (tabel 13 en 14).

Ter verklaring van het schema van tabel 13 moeten in de plant twee stel specifieke resistentie- en twee stel overgevoeligheids-factoren worden aangenomen. In de schimmel moeten dan stellen complementaire factoren aanwezig zijn, die in combinatie met de factoren van de plant een bepaalde resistentie of overgevoeligheidsreactie teweeg brengen.

SUMMARY

In experiments on physiologic specialization of loose smut of wheat (Ustilago tritici) a phenomenon, which must be ascribed to hypersensitiveness, occurred after inoculation of certain varieties of wheat with certain origins of loose smut.

Methods and materials. All inoculations were performed with the apparatus described in 5 and 6 (see Literature). The 28 spring wheat varieties used are mentioned on p. 74, the ten origins of loose smut used and their descent in tab. 1. The latter are denoted by capitals, followed by a number indicating the generation. For shortness sake a variety inoculated with a particular origin is denoted for example as follows: Little Club K, which means Little Club inoculated with origin K. Physiologic races are named by numbers as usual, the term being abbreviated to physio. The origins were propagated as much as possible on their original hosts, as is seen from table 1. E_1–a is a sport from E, which originated on Florence × Aurore. In 1940 some smutted ears were found in this variety inoculated with E. This variety has never before or afterwards been infested with any origin, except with the new strain E_1–a, to which it is very susceptible (tab. 2). It is not clear whether E_1–a should be called a mutation or a segregation. The origins were kept rigourously separated from each other to prevent mutual contamination.

Symptoms. A strong growth inhibition, which is shown by a shortening of the first three leaves, is the most striking symptom. It may be accompanied by chlorotic stripes and spots and by malformation causing a curling of the leaves. These symptoms appear only clearly when the inoculated seed is sown in the greenhouse under favourable conditions (fig. 6, 7, 8 and 9). Many plants showing these symptoms die in the two or three leave stage. The survivors recover slowly either by the main axis coming to new growth, or when this dies, by the developing of side-shoots. The plants which recover remain in alle dimensions much smaller

than normal plants and are — with a few exceptions — healthy, i.e. they show no smut. Between recovered plants we distinguish:

dwarf plants, measuring from 25–75 % of the normal plants with very small lank ears without grain formation.

small plants, measuring from 75–100 % with smaller ears and scanty grain formation (fig. 2, 10, 11 and 12).

On the field the affected plants do not emerge at all or only scarcely in consequence of which only a more hollow stand, partly compensated by tillering of the remaining plants, may be observed (fig. 14).

The cause of the phenomenon. Though there is not a direct evidence that the phenomenon is the result of infection with loose smut, this must be assumed. The arguments are:

a. The phenomenon is highly specific. It is only shown by a number of varieties and only when they are infested with special origins of smut. It was found for certain in 15 and probably in 6 of the 28 varieties tested, whereas only 4 of the 10 origins, belonging to 3 of the 6 physios bring it about (tab. 2).

b. Some varieties such as Ceres, showing the above described seed plant defects, give — especially after inoculation with origin C — dwarfs, which do not bear healthy but small smutted ears.

The phenomenon must be ascribed to hypersensitiveness. The equilibrium existing in the normal smutted plant, in consequence of which normal growth of the plant is guaranteed, is, in the case of the phenomenon just described, disturbed to such an extent that the parasite does not develop normally and that spore formation is suppressed, while the plant on the other hand also suffers so heavily that it dies or recovers only slowly. Such a heavy form of hypersensitiveness is as far as is known not met with in plant pathology except perhaps in some cases of viroses in the potato (15). The phenomenon was probably already observed by Thren (11) in barley infested with loose smut (U. nuda) but it was hardly recognized as a case of hypersensitiveness and not analized further.

In table 2 the varieties are arranged in groups according to their susceptibility, the origins producing the same reaction being put also together. It is obvious that the cases of hypersensitiveness are not spread at random, but that they occur only when special variety groups meet with special physios (e.g. group V with 1 and 3, VI with 1, 3 and 6). There is no variety hypersensitive to all groups, nor a physio which brings about hypersensitiveness in all groups.

The degree of hypersensitiveness is not the same for all varieties as is seen readily from fig. 1 and 3. It may be measured by determining at maturity the number of:

a. plants as seedling,
b. dwarf plants,
c. small plants,
d. normal plants,

whereas the number of seeds not germinated was determined at an earlier stage. The hypersensitiveness may thus be expressed in the degree of attack of the crop and that of the plant (p. 85).

It may also be measured in the young plant at the three leave stage, some 20 days after sowing. Here the sum of the length of the first three leaves is taken

as a standard for the degree of hypersensitiveness, as is seen in fig. 1 and 3 resp. for a moderately, a heavily and a slightly hypersensitive variety. The same formulae as above are used to determine the degree of attack both of crop and of plant, in which *a*, *b*, *c* and *d* indicate respectively the number of plants measuring 0–28, 29–56, 57–84, 85 and more % of the mean normal length of the first three leaves. Resistant and susceptible inoculation numbers were used as a control. Some data are given in tab. 3, whereas table 4 summarizes all experimental results of 1942 and 1943. Table 2 is based on these results together with the first observations on hypersensitiveness made in 1941.

From table 4 it is evident:

1. on making a comparison between the varieties mutually, that the degrees of attack of crop and plant are correlated positively (fig. 4).
2. on comparing the observations of one variety mutually, that in many a case there exists a negative correlation between the attack of the crop and that of the plant, which may be explained by the fact that a separation between small and normal plants is not always easily made.
3. that there are fairly great variations between the observations of different years. Partly these may be ascribed to environmental conditions, partly to the small number of seeds (viz. 40) used per experiment.

Table 5 gives the means of the observations per variety. The results of the experiments on hypersensitiveness measured on the seedling are given in table 6 while in table 7 comparable data of table 4 and 6 are put together. It shows that the degree of attack measured on the young plant lies some 20 % higher, in consequence of which measurements on the seedling make it possible to draw a sharper distinction between slightly hypersensitive and non-hypersensitive inoculation numbers.

The hypersensitiveness as seen from fig. 4 is gradually passing to resistance. No such passing to susceptibility is found.

Changes in the environmental conditions (as regards temperature during maturation, germination or further growth, and as regards density of planting) may influence the degree of attack (tables 8 to 12 inclusive), but they never make hypersensitiveness pass into susceptibility.

There are only a few cases, in which hypersensitive varieties show smutted ears. In Ceres C this is found as a rule. Most of the dwarf plants show small, but otherwise normally smutted ears. Small and normal plants of Ceres C of the same inoculations never show any smut. Besides some smutted dwarf plants were found in Little Club B and C. Symptoms pointing to smut infection without spore formation were found in Little Club and Fylgia, the first showing stretching of the axis of the spike, the latter showing chlorotic striped and curled topleaves, but only in dwarf plants (fig. 15 and 16; atypical syptoms). It is very probable that only the main axis shows such symptoms. When the plant recovers by formation of side-shoots, the latter develop to little or normal plants, which are always healthy. This is apparent in those rare cases, in which besides the main axis also a side-shoot develops. The main-shoots develop to dwarfs with typical or atypical symptoms (fig. 13, haulms to the left), whereas the side-shoots develop to small, but healthy i.e. smut free plants (fig. 13, haulms to the right). The phenomenon of dwarfs with smut symptoms (typical or atypical) is brought about especially by origin C and in a less degree by B and F. Origin K does not give rise to it.

In one case (preston K) both susceptibility and hypersensitiveness occurred (fig. 5). Probably some mixture of spores was erroneously used, for next year Preston reacted only with hypersensitiveness to K.

From observations made and experiments carried out it may be concluded that there are two different principles which occur in the relation plant to parasite. The first is a principle of susceptibility or non-susceptibility. It determines in first instance whether the plant will be attacked and to what degree.

The second principle is that of hypersensitiveness or non-hypersensitiveness. It determines in second instance whether the plant will react with the phenomenon described in this article, or will show smutted ears. In this case no degrees occur, it is a principle of all or nothing.

This view involves that we should speak of:

1. resistant (non-susceptible),
2. susceptible and non-hypersensitive or sensitive.
3. susceptible and hypersensitive.

For shortness' sake in this article susceptible was placed against hypersensitive. For practical purposes hypersensitive may be replaced by field-resistant.

The proof for the view given above is supported by the following facts:

1. The physios 1 and 2, resp. 3 and 4 differ only in this respect, that 1 and 3 bring about hypersensitiveness in some groups of varieties in which 2 and 4 bring about susceptibility. No hypersensitiveness occurs in any group of varieties, after inoculation with 1 and 3, which are resistant to 2 and 4.
2. The degree of attack is generally spoken the same for the physios 1 to 6 inclusive whether the varieties react with susceptibility or with hypersensitiveness (some examples in table 14).
3. The temperature during the ripening of the seed has a marked influence on the degree of attack in the case of hypersensitiveness (table 8). The same influence was found in the case of susceptibility (experiments not described in this article).

In table 13 a trial is made to explain the different reactions on the basis of genetical factors.

Two sets of specific factors of resistance S_1S_1 and S_2S_2 in the plant are assumed to interfere with complementary sets of factors in the parasite $\Sigma_1\Sigma_1$ and $\Sigma_2\Sigma_2$. A variety is resistant when a set of S-factors coincides with a corresponding set of Σ-factors, thus $S_1S_1 + \Sigma_1\Sigma_1$ or $S_2S_2 + \Sigma_2\Sigma_2$. In all other cases the plant is susceptible (hypersensitive or non-hypersensitive).

Sets of specific factors of hypersensitiveness, too, must be assumed both in the plant (G_1G_1 and G_2G_2) and in the parasite ($\Gamma_1\Gamma_1$ and $\Gamma_2\Gamma_2$). A variety is hypersensitive when a set of G-factors coincides with a set of Γ-factors. Thus $G_1G_1 + \Gamma_1\Gamma_1$ and $G_2G_2 + \Gamma_2\Gamma_2$ give hypersensitiveness.

Key to some words used in tables and in explanation of figures

Dwerg	– dwarf
Gemiddelde	– mean
Gewas	– crop
„Gezond"	– in relation to seedlings: normal
Graad van aantasting	– degree of attack
Herkomst	– origin

Herstel	– recovering
Kieming	– germination
Kiemplant	– seedling
Klein	– small
Overgevoelig	– hypersensitive
Physio	– physiologic race
Ras	– variety
Rijping	– maturation
Stuifbrand	– smut
Vatbaar	– susceptible
Volwassen plant	– mature plant
„Ziek"	– in relation to seedlings: abnormal

LITERATUUR

1. Bressmann, E. N., Varietal resistance, physiologic specialization and inheritance studies in bunt of wheat, Oregon Agr. Exp. Sta. Bull. 281, 5–44, 1931.
2. Grevel, F. K., Untersuchungen über das Vorhandensein biologischer Rassen des Flugbrandes des Weizens (Ustilago tritici), Phytopath. Z. 2, 209–234, 1930.
3. Hanna, W. F., Physiologic forms of loose smut of wheat, Can. J. Res., Sect. C, 15, 141–153, 1937.
4. Mastenbroek, C., De vatbaarheid van boonenrassen voor de vetvlekkenziekte, Tijdschrift over Plantenziekten 49, 135–162, 1943.
5. Oort, A. J. P., Inoculation experiments with loose smuts of wheat and barley (Ustilago tritici und nuda), Phytopathology 29, 717–728, 1939.
6. Oort, A. J. P., De vatbaarheid voor stuifbrand van in Nederland verbouwde of beproefde rassen van tarwe en gerst, Med. Landbouwhoogeschool, Wageningen, Dl. 44, 8, 1–54, 1940. (Ook Med. Lab. Mycol. en Aard.onderz., no 92.)
7. Roemer, Th., W. H. Fuchs und K. Isenbeck, Die Züchtung resistenter Rassen der Kulturpflanzen, Kühn Archiv 45, 1938.
8. Schlehuber, A. M., Studies in the effect of bunt, Tilletia tritici and Tilletia levis, on wheat. Phytopathol. Z. 10, 614–632, 1937.
9. Stakman, E. C., Relation between Puccinia graminis and plants highly resistant to its attack, J. Agr. Res. 4, 193–200, 1915.
10. Thren, R., Kritische Versuche zur Resistenzprüfung der Gerste gegen Flugbrand (Ustilago nuda), Kühn Archiv. 44, 211–231, 1937.
11. Thren, R., Zur Frage der physiologischen Spezialisierung des Gerstenflugbrandes Ustilago nuda (Jensen) Kellerm. et Sw. und der Entstehung neuer Gerstenbrand-Rassen, Phytopath. Z. 13, 539–571, 1941.
12. Ward, H. M., On the relation between host and parasite in the bromes and their brown rust, Puccinia dispersa Erikss., Ann. Bot. 5, 233–315, 1902.
13. Western, J. H., The biology of oat smuts IV. The invasion of some susceptible and resistant oat varieties, including Markton, by selected biological species of smut (Ustilago avenae and U. Kolleri), Ann. Appl. Biol. 23, 245–263, 1936.
14. Young, P. A., A new variety of Tilletia tritici in Montana. Phytopathology, 25, 40, 1935.
15 Bawden, F. C., Plant viruses and virus diseases, p. 245, 1939.

EEN NIEUWE BESCHADIGING VAN MAISKOLVEN

DOOR

DR IR J. DOEKSEN

Afd. Entomologie van het Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek

INLEIDING

Ir W. R. BECKER, hoofd van de afdeeling Nieuwe Gewassen van het Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek, vond in September 1942 te Lunteren eenige maiskolven waarvan een aantal korrels een typische beschadiging vertoonde.

Afgaande op het beeld van die beschadiging, meenden wij dat wij met een aantasting door wantsen te doen moesten hebben. Een bevestiging daarvan konden wij dat jaar niet verkrijgen. In September 1943 viel dezelfde beschadiging ons op in een maisveldje te Maarn. Bij waarnemingen in het veld bleek, dat tusschen de schutbladen van alle aangetaste kolven, levende exemplaren of vervellingshuidjes van een kleine wants voorkwamen. Bij andere kolven vonden wij deze niet. Het wantsje bleek volgens de determinatie van Dr A. RECLAIRE te zijn: *Orius* (*Triphleps*) *majusculus* REUT.

In samenwerking met Dr K. ZIJLSTRA, directeur van de Botanische Afdeeling van het Rijkslandbouwproefstation te Groningen, werkzaam gesteld bij het C.I.L.O. te Wageningen, werd een duidelijk beeld van de aantasting verkregen d.m.v. vervaardigde preparaten en foto's van coupes door beschadigde korrels.

Uit de aangetaste kolven verzamelden wij een aantal beschadigde korrels en de vlak er naast gelegen gave exemplaren. Op het Proefstation voor Zaadcontrôle ging Mej. Dr L. C. DOYER de kiemkracht van deze groepen van zaden na, waarbij een sterke teruggang bij de beschadigde korrels opviel. Gaarne danken wij de genoemde personen voor de genomen moeite.

Waarnemingen en gegevens over deze aantasting van de maïs, die hierna wordt beschreven, zal de afdeeling Entomologie van het Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek, Duivendaal 10, Wageningen gaarne ontvangen.

BEELD VAN DE BESCHADIGING EN SCHADE

De aangetaste maïskorrels liggen in de meeste gevallen in aaneengesloten rijen op de kolf (pl. XVIII, afb. 1). Het aantal aangetaste korrels varieert van enkele per kolf tot 75 % van alle korrels. De beschadiging uit zich in het optreden van lichte, iets ingezonken, meestal ronde plekjes van 2–6 mm diameter. In het midden neemt men een donkere punt waar en in de meeste gevallen is ook de rand van de vlek donker gekleurd. Uit de preparaten van Dr K. ZIJLSTRA blijkt duidelijk, dat de vruchtwand en zaadhuid van de maïskorrel in het midden van de vlek zijn geperforeerd. Op doorsnede blijkt, dat behoudens deze perforatie vruchtwand en zaadhuid ongeschonden zijn (plaat XIX, afb. 2 en 3).

De aleuronlaag (onder de zaadhuid) wordt opgelost. Celwand zoomin als celinhoud zijn onder de verkleurde, ingezonken plaatsen te herkennen.

Onder de zaadhuid liggen een massa losse, eenigszins gecorrodeerde (door enzymen aangetaste) zetmeelkorrels. Verder naar binnen in de korrel liggen de zetmeelkorrels nog omgeven door celwanden, alle plasmaresten zijn dan evenwel opgelost. Nog meer naar binnen treft men oogenschijnlijk normale zetmeelcellen aan.

Onder inwerking van het speeksel van de wants hebben blijkbaar drie enzymale werkingen plaats, nl. het splitsen van zetmeel, van cellulose en van eiwitten.

De kiemkracht van de aangetaste korrels heeft erg geleden. Uit beschadigde kolven werden beschadigde korrels en de er naast liggende gave korrels afzonder-

lijk verzameld. Het Proefstation voor Zaadcontrôle verdeelde de aangetaste korrels weer in verschillende groepen en bepaalde hiervan de kiemenergie, de kiemkracht, het percentage abnormale kiemen en de Fusariumaantasting. De tabel geeft de gevonden cijfers weer.

Monster	Aantal onderzochte zaden	Kiem-energie in %	Kiem-kracht in %	Abnormale kiemen (groeien niet door) in %	Fusarium aantastiug in %
Gave korrels	150	70	95	2	5
Lichte steek	50	60	86	2	16
2 × gestoken	25	60	72	4	60
Ernstig beschadigd	25	72	76	4	68
Beschadigd tot aan de kiem . .	25	68	68	4	60
Beschadigde kiem	10	50	50	0	70

De kiemkracht blijkt volgens deze gegevens tengevolge van de aantasting tot 50 % terug te loopen. Men dient evenwel voorzichtig te zijn met het trekken van conclusies, daar de waarnemingen betrekking hebben op materiaal van één proefterrein, terwijl de percentages kiemende korrels aan kleine aantallen zijn bepaald. Opvallend is de sterke toeneming van de aantasting door Fusariumschimmels. Het is de vraag of deze steeds samengaat met wantsenbeschadiging, of dat plaatselijke- en weersomstandigheden hier een bijzonder ongunstigen invloed hebben uitgeoefend. Het waarnemingsveld lag nl. aan Oost-, Noord- en Westzijde beschut, zoodat het gewas zeer vochtig bleef en er ook veel schot optrad.

OORZAAK

De hiervoor beschreven schade wordt vermoedelijk veroorzaakt door de algemeene soort *Orius* (*Triphleps*) *majusculus* REUT, een wantsje van ± 3 mm lengte, dat wij tusschen de schutbladeren van alle aangetaste kolven vonden en niet op gave kolven konden aantoonen. Het moet door het binnenste schutblad heen in de rijpende korrels steken. Vóór een gevorderd stadium van melkrijpheid werd het wantsje door ons niet als schadelijk waargenomen. *O. majusculus* behoort tot de familie *Anthocoridae*, een groep, die als carnivoor geldt. Het eigenlijke voedsel van deze kleine wantsen bestaat uit allerlei kleine insecten, als thrips e.d. Merkwaardig is daarom het optreden als beschadiger van planten, dat evenwel reeds eerder is gemeld. In het Verslag van den Plantenziektenkundigen Dienst over 1929 wordt schade aan Chrysanthen door dit wantsje gemeld. Het meest valt op, dat een insect uit een carnivore familie in het bezit is van een cellulose splitsend enzym. Het is echter wel zeker, dat de Anthocoriden van phytophage wantsachtigen afstammen.

Van de levenswijze van *O. majusculus* is blijkbaar verder niets bekend. Er zal worden getracht hierover meer gegevens te verkrijgen, in het bijzonder wat betreft de tijd vóór het insect de maïs aantast.

LITERATUUR

BUTLER: Biology British Hemiptera-Heteroptera.

GOLFARI: Boll. Inst. Ent. Bologna 9, 1937 (*O. majusculus* REUT als vijand van *Stephanitis pyri* F.).

GULDE: Wantzen Mitteleuropas.

P.D. Verslag 1929 (*O. majusculus* REUT schadelijk op chrysanthen en andere bloemen).

Fig. 6. Het tarweras Ceres, links geïnoculeerd met stuifbrandherkomst C („ziek"), rechts met D („gezond"). Gezaaid 15 April 1942. Photo 5 Mei. Vergr.

Fig. 7. Links Florence × Aurore met K (overgevoelig), rechts met E-a_3 (gevoelig). Gezaaid 27 April 1943. Photo 2 Juni.

Photo's J. Boekhorst

Fig. 8. „Zieke" kiemplanten van Ceres C. De linkerrij van fig. 6 links van nabij genomen. $^1/_2$ nat. gr.

Fig. 9. „Gezonde" kiemplanten van Ceres D. De linkerrij van fig. 6 rechts van nabij genomen. $^1/_2$ nat. gr.

Photo's J. Boekhorst

Fig. 10. Dwergplanten. Van links naar rechts: 10 dwergplanten van Fylgia C; 8 van Little Club C; 10 normale gezonde planten van Little Club; 10 normale stuifbrandplanten van Little Club E; 10 dwergplanten van Ceres C (met stuifbrand!); 10 normale gezonde planten van Ceres en 10 normale stuifbrandplanten van Ceres E. Photo 13 Juli1943. ^{1} $_{14}$ nat. gr.

Fig. 11. Links Ceres C, rechts Ceres E. De beide kistjes zijn niet dezelfde als die van fig. 6, maar daarmee wel vergelijkbaar. Ceres C: holle stand en dwergplanten. Ceres E: normale stand en geen dwergplanten. Photo 19 Juli 1943. $^1/_{16}$ nat. gr.

Photo's J. Boekhorst

Fig. 12. Herstel van een plant van Atle, geïnoculeerd met C. Gezaaid 27 April 1943. Links 2 Juni (36 dagen na zaaien). Hoofdhalm (blad 1 t/m 4) „ziek", twee zijspruiten normaal. Rechts 29 Juli (93 dagen na zaaien). Hoofdhalm†, zijspruiten met gezonde aren. $^1/_5$ nat. gr.

Fig. 13. Van links naar rechts 4 planten van Little Club C en 1 plant van Ceres C, ieder met 2 halmen. Dwergplanten, waarvan de linkerhalm steeds de hoofdhalm is met atypische (plant 1–3 van links) of typische symptomen (plant 4 en 5). De rechterhalm is klein, maar gezond. Photo 21 Juni 1943. $^1/_{11}$ nat. gr.

Photo's J. Boekhorst

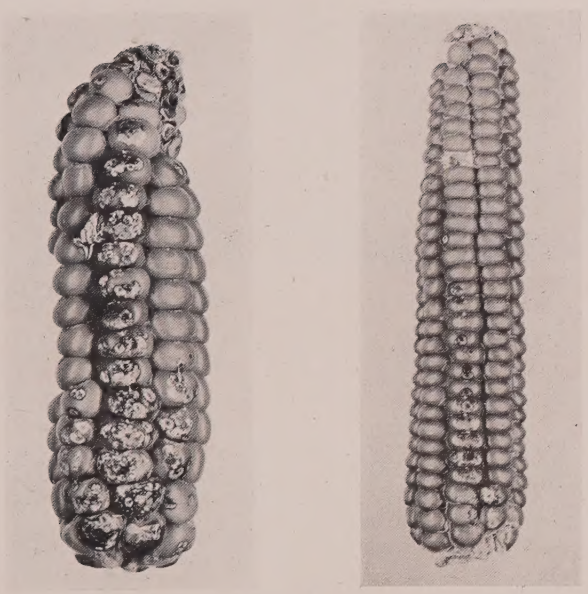
Fig. 14. Overgevoeligheidsverschijnselen op het veld. Rechts Little Club F (overgevoelig), links Burgunder F (niet overgevoelig). Gezaaid 16 Maart 1943. Photo 9 Juni.

Photo J. Boekhorst

Fig. 15. Little Club. Van links naar rechts: 2 normale gezonde aren, 2 normale stuifbrandaren (E), 2 kleine gezonde aren, 4 aren van dwergplanten (C), waarvan 3 met atypische en 1 met typische symptomen. Photo 13 Juli 1943. $^1/_2$ nat. gr.

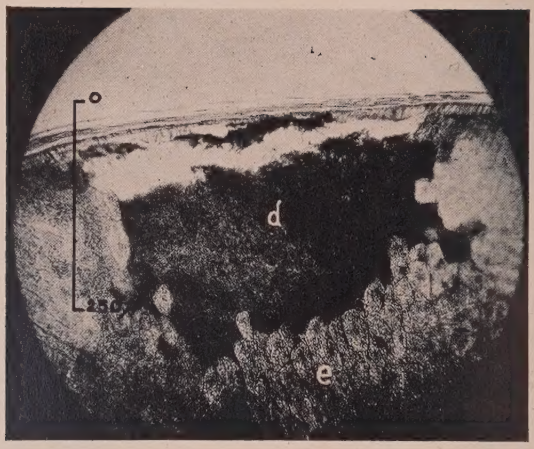
Fig. 16. Fylgia C. 4 halmen van dwergplanten. Atypische symptomen in de bladeren, typische in de tweede plant van links. Photo 13 Juli 1943. $^1/_2$ nat. gr.

Photo's J. Boekhorst



Afb. 1. Vermoedelijk door *Orius majusculus* REUT beschadigde maiskolven.

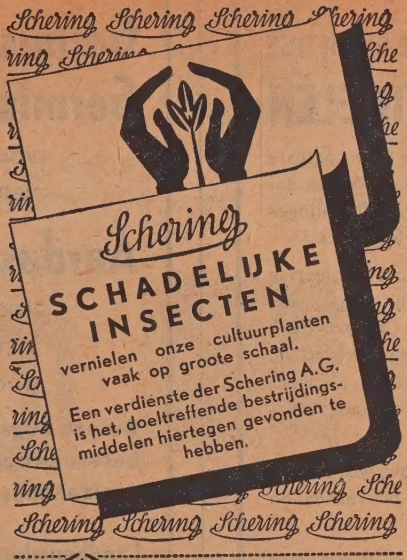
Photo's P.D.



Afb. 2. Doorsnede door een aangestoken maiskorrel. Overzicht. Voor verklaring der letters zie onder afb. 3. Het lijntje op de foto stelt de vergrooting van $\frac{1}{4}$ mm voor.

Afb. 3. Detail van afb. 2. *a.* vruchtwand; *b.* zaadhuid; *c.* aleuronlaag, in het midden van de foto opgelost; *d.* losliggende, gecorrodeerde zetmeelkorrels (in afb. 2 zeer donker weergegeven, in werkelijkheid wit); *e.* normale zetmeelcellen van het endosperm.

Photo's Dr K. Zijlstra


Schering
SCHADELIJKE INSECTEN
vernielen onze cultuurplanten vaak op groote schaal.
Een verdienste der Schering A.G. is het, doeltreffende bestrijdingsmiddelen hiertegen gevonden te hebben.

Schering

Importeur:
HANDELMAATSCHAPPIJ DENKA
VOORTHUIZEN

VACANT

Verschenen:

EENIGE EETBARE EN GIFTIGE

PADDENSTOELEN

met bereidingswijze der eetbare soorten, door Dr H. A. A. van der Lek, met 12 gekleurde afbeeldingen naar aquarellen van Suze de Lint.

Deze fleurige brochure is ontstaan uit twee afzonderlijk uitgegeven, thans uitverkochte vlugschriften, waarin naast de acht eetbare nu vier giftige paddenstoelen, eveneens in kleuren afgebeeld en beschreven, zijn toegevoegd.

Prijs **60** cent, franco per post **62** cent
Verkrijgbaar in den boekhandel en bij de Uitgevers

H. VEENMAN & ZONEN
WAGENINGEN

Germisan-nat
Germisan-droog

voor ontsmetting van zaaizaden

Aardasan

voor ontsmetting van pootaardappelen

Betere oogsten, betere groei en zaaizaadbesparing

Landbouwbureau M. Wiersum
Groningen

Gebruik voor het bestrijden van insectenplagen

Kiezelfluorbarium

Het is voordeliger en minder gevaarlijk dan loodarsenaat

Coöperatieve Superfosfaatfabriek - Vlaardingen

KALI

op alle gronden - bij elk gewas!

HANDELMAATSCHAPPIJ „UNIPHAR" N.V.
HEERENGRACHT 342 — AMSTERDAM (C)